SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKAL).

NOTES ANNEXES (1re PARTIE)

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD	Président
M. LEFEUVRE M. HASKELL M. JOLY M. LE BERRE	Examinateurs

SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKÅL).

NOTES ANNEXES (1re PARTIE)

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD	Président
M. LEFEUVRE M. HASKELL M. JOLY M. LE BERRE	Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

NOTES ANNEXES (n° 1 à 6)

SOMMAIRE (1ère partie)

n° 1 - Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement.

n° 2 - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk).

n° 3 - Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) en fonction de l'âge au premier test.

n° 4 - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations.

n° 5 - Influence du groupement en essaim artificiel sur la tendance au vol du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk).

n° 6 - Etude expérimentale de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk).

note n° 1

ÉTUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTIVITÉ MAXIMUM DE VOL JOURNALIÈRE DU CRIQUET PÉLERIN (*SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK) ÉLEVÉ EN GROUPE OU EN ISOLEMENT

par

RAOUL MICHEL

(Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Rennes, France)

Reprinted from: BEHAVIOUR
Vol. XXXVI 4

LEIDEN
E. J. BRILL
1970

ÉTUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTIVITÉ MAXIMUM DE VOL JOURNALIÈRE DU CRIQUET PÉLERIN (*SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK) ÉLEVÉ EN GROUPE OU EN ISOLEMENT

par

RAOUL MICHEL

(Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Rennes, France)

(Avec 1 Figure)

(Reçu 27-II-1970)

INTRODUCTION

Au cours de travaux antérieurs, nous avons étudié l'évolution de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). Les criquets étaient maintenus en groupes denses (MICHEL, 1969) ou isolés depuis un nombre variable de générations (MICHEL, 1970).

Il nous a semblé indispensable d'ajouter à ces données l'étude des possibilités de vol au cours d'une même journée. En effet, si dans la nature les migrations dépendent en partie de l'âge, des cycles de ponte, de l'activité locomotrice, elles dépendent aussi étroitement de la durée de vol possible pour chaque criquet dans une même journée.

D'autre part, nous ne possédons aucun renseignement précis quant à l'influence du groupement ou de l'isolement sur les possibilités de vol chez les criquets.

Dans une première série d'expériences, nous avons mis en évidence l'influence de l'isolement progressif sur la tendance au vol d'individus issus d'une souche élevée en groupes denses (MICHEL, 1970). Dans cette deuxième série d'expériences, nous complétons les résultats déjà publiés et nous étudions de plus l'influence du groupement progressif.

Les observations sur le terrain ne donnent que des renseignements fragmentaires et souvent incertains sur le comportement des populations de Criquets Pélerins en voie de dispersion ou de groupement. Il est en effet extrêmement difficile de suivre les criquets isolés dans la nature. Leur faible motilité et leur activité nocturne rendent malaisé leur repérage dans la végétation. A ceci s'ajoute le fait que souvent dans un même endroit, coexistent des criquets de phases et même de genres différents, d'âges variables et de provenances diverses.

D'autre part, les observateurs ne disposent que d'un laps de temps très court pour travailler sur le terrain car les criquets en voie de grégarisation deviennent très mobiles, les divers essaims de faible importance se rassemblent en grandes formations et l'emploi intensif des insecticides dans la protection des cultures entravent les observations. Les déplacements des criquets ne peuvent être suivis que si l'on dispose d'une excellente coordination des observations terrestres et aériennes.

Nous avons donc jugé qu'il était intéressant d'effectuer une étude en laboratoire sur ces problèmes.

MATERIEL ET MÉTHODE

Les criquets que nous avons utilisés sont issus d'une souche de grégaires fournie en 1957 par l'Anti Locust Research Centre de Londres. Ils sont tous soumis, groupés ou isolés, à la même photothermopériode: 10 heures de lumière à 35°, 14 heures d'obscurité à 25°. Les criquets ont en permanence du son et du coton hydrophile humide. Ils reçoivent de la nourriture fraîche (*Glyceria fluitans*) chaque jour et après les suspensions lors des tests aux manèges. Notre élevage de base dans lequel les insectes sont maintenus à haute densité a toujours donné naissance à des larves noires, jamais et rigoureusement sans aucune exception, à des larves vertes ou intermédiaires.

Les criquets étudiés ont satisfait au test d'envol pendant quelques minutes (réaction au souffle d'air sur les sensilles frontales et perte du contact tarsien) ce qui permet de vérifier le bon fonctionnement des ailes. Chaque criquet est suspendu par une agrafe fixée au pronotum à un manège individuel de 65 cm de rayon. Une étiquette colorée et chiffrée permet de suivre chaque criquet tout au long de sa vie. Les manèges individuels, déjà décrits dans des notes précédentes, sont situés chacun au centre d'une enceinte isolée et obscure où la température est de 35°. Dans ces enceintes les criquets ne sont soumis à aucun stimulus. Chaque lot étudié est composé de 96 individus, autant de mâles que de femelles. Les enregistrements individuels sont exprimés sur des graphiques où figurent en abscisse la durée des vols et en ordonnée la vitesse à laquelle ils s'effectuent.

Les suspensions aux manèges ont lieu deux heures après que les criquets aient été soumis à la température de 35° à l'obscurité (deux dernières heures de leur période nocturne) afin d'éviter tout effet secondaire possible dû au changement d'ambiance lumineuse (Michel, 1970). Les criquets sont suspendus tous les 2 ou 4 jours pendant une durée minimum de deux heures à partir de l'âge d'une dizaine de jours.

Lorsque l'activité de vol devient importante, la suspension est prolongée

une heure environ après que le criquet se soit arrêté de lui-même et n'ait plus manifesté de vol du tout.

Les premiers vols de longue durée se situent au cours de la première période de tendance maximum au vol c'est à dire avant la première ponte chez les femelles, à cette époque, et un peu après chez les mâles, surtout chez ceux qui volent peu.

La deuxième période de longs vols, souvent inférieurs aux premiers, a lieu à la première interponte, plus souvent à la deuxième chez les femelles, au cours de la deuxième période de tendance au vol chez les mâles (MICHEL, 1969 a, 1970).

Les périodes de grande activité sont constituées de plusieurs vols dont la durée peut varier du simple au triple.

Les intervalles séparant les périodes de longs vols sont fonction du nombre et de la durée relative des vols.

Recherchant les possibilités maximum de vol que peuvent fournir les criquets au cours d'une journée, nous avons retenu pour chacun d'eux la plus longue durée de vol enregistrée.

RÉSULTATS

A Durée maximum de vol chez des criquets groupés depuis de nombreuses générations.

Les expériences qui nous ont fait connaitre l'évolution de la tendance au vol (MICHEL, 1969 a, 1970) ont permis de préciser ici des résultats préliminaires (MICHEL, 1964). Nous avons suspendu les femelles avant la première ponte et au milieu des deux premières interpontes. Les femelles (404 minutes) volent davantage que les mâles (375 minutes). Le rapport qui caractérise leurs possibilités relatives est de 0,93 (Tableau 1).

B Durée maximum de vol chez des criquets isolés depuis un nombre variable de générations.

Ces criquets sont les descendants des animaux élevés à haute densité.

Dès la première génération, il n'y a plus que de rares vols continus (30 minutes au plus) mais plutôt des successions de vols élémentaires de durée limitée souvent à 2 ou 5 minutes, 10 à 20 minutes au plus. La diminution des possibilités de vol est énorme dès la première génération d'isolement: 25% des femelles et 18% des mâles seulement peuvent avoir une durée totale de vol de 75 minutes environ. Le potentiel de vol des mâles est inférieur à celui des femelles (0,74).

Au cours des générations suivantes, la durée de vol évolue en fonction de la couleur des larves et du sexe (voir Fig. 1).

TABLEAU I

Durée de vol maximum au cours de tests aux manèges de criquets élevés en différentes conditions densitaires
(Valeurs exprimées en minutes)

Couleur larvaire	Génération d'isolement	Isolement constant		Groupement à la mue imaginale		Groupement à l'éclosion		Deuxième génération de groupement à l'éclosion		Groupement à l'éclosion depuis de nombreuses générations	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Noir	1	42	57	76	96	137	159				
	2	36	52					410	456		
	3	29	39	49	61	88	103				
	5	25	36	41	59	74	92				
Intermédiaire	7	23	27								
	8			35	36	67	76				
Vert	2	24	40					357	413		
	3	17	27	28	38	68	91				
	5	19	24	30	35	63	73				
	7	17	25								
	8			25	31	72	86				
Haute densité continue										375	404

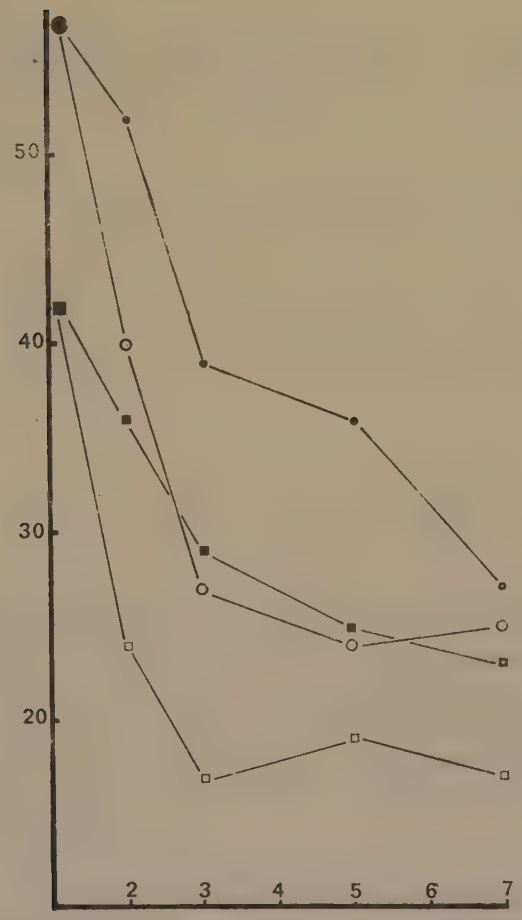


Fig. 1. Durée maximum de vol des criquets au cours d'un test en fonction du sexe, de la couleur larvaire et de la génération d'isolement.
En abscisse: générations d'isolement; en ordonnée: durées de vol en minutes.

■● mâles et femelles provenant de larves noires

□○ mâles et femelles provenant de larves vertes

■● criquets provenant de larves "intermédiaires"

La durée de vol des criquets issus de larves noires diminue nettement encore en deuxième et en troisième génération par rapport à ce qu'elle est en première génération d'isolement. La diminution s'atténue ensuite.

Les possibilités de vol des criquets issus de larves vertes sont inférieures à celles des criquets provenant de larves noires. Leur durée minimum de vol est atteinte à la troisième génération.

A la septième génération, la rareté des larves noires nous a conduits à employer des criquets issus de larves intermédiaires. A cette génération d'isolement, les durées de vol des femelles provenant de larves vertes ou intermédiaires sont moins différentes qu'entre celles qui sont issues de larves vertes ou noires.

Les mâles volent moins que les femelles de couleur correspondantes. L'activité de vol des femelles issues de larves vertes est voisine de celle des mâles issus de larves noires.

Les criquets provenant de larves noires conservent davantage leurs possibilités de vol que leurs homologues provenant de larves vertes, surtout les femelles. Le rapport moyen entre les possibilités de vol des deux sexes est de 0,71 en faveur des femelles.

C Durée maximum de vol chez des criquets isolés pendant la vie larvaire puis groupés à la mue imaginale.

En première génération d'isolement, des criquets groupés à la mue imaginale sont capables d'effectuer des vols continus plus longs que dans le cas d'isolement permanent (Tableau 3). La durée des vols élémentaires s'accroit de même que leur nombre, signes de plus grande activité générale (Tableau 1).

Au cours des générations suivantes, le vol continu apparaît aussi et les vols élémentaires s'étoffent surtout chez les criquets issus de larves noires, chez les femelles notamment. Les possibilités diminuent nettement de la première à la troisième génération.

La durée de vol des adultes issus de larves vertes est inférieure à celle de leur homologues noirs. Après la troisième génération, elle diminue peu d'une génération à l'autre.

Les performances réalisées par les insectes issus de larves intermédiaires et par ceux qui proviennent de larves vertes sont voisines.

A couleurs correspondantes, les mâles ont une moins grande aptitude au vol que les femelles. Le rapport moyen entre les durées de vol chez les deux sexes est de 0,84, en faveur des femelles. En revanche, les mâles sont plus sensibles que les femelles au changement de densité car leur possibilités de vol s'accroissent davantage que chez elles (Tableau 2).

D Durée maximum de vol chez des criquets isolés pendant la vie larvaire puis groupés à l'éclosion.

Les larves sont groupées selon leur couleur dès la sortie des oothèques.

Les durées de vol sont encore très inférieures à celles atteintes par les

TABLEAU 2

Coefficients de croissance de l'activité de vol engendrée par différentes conditions densitaires d'élevage rapportées à celle des criquets constamment isolés.

Couleur larvaire	Génération d'isolement	Groupement à la mue imaginale		Groupement à l'éclosion		Deuxième génération de groupement à l'éclosion	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
	1	1,80	1,7	3,26	2,76		
	2					11,38	8,76
Noir	3	1,69	1,56	3,03	2,64		
	5	1,64	1,63	2,96	2,55		
Intermédiaire	8	1,52	1,33	2,91	2,81		
	2					14,87	10,25
Vert	3	1,64	1,40	4	3,37		
	5	1,57	1,45	3,31	3,04		
	8	1,47	1,24	4,23	3,44		

criquets de souche dense: néanmoins elles se sont beaucoup accrues par rapport au groupement après la mue imaginale (Tableaux 1, 2 et 3).

La durée de vol a nettement diminué de la première à la troisième génération. La variation de l'activité de vol est plus faible que précédemment de la troisième à la huitième génération. Chez les deux sexes, les coefficients de croissance des criquets provenant de larves vertes sont supérieurs à ceux de leurs homologues issus de larves noires. A couleur larvaire correspondante, les mâles volent moins que les femelles (0,83). Comme dans le cas précédent, les mâles sont davantage activés par le groupement que les femelles (Tableau 2).

E Durée maximum de vol chez des criquets groupés dès l'éclosion depuis deux générations et dont les grands-parents étaient isolés depuis deux générations.

Les larves sont groupées selon la couleur des grands-parents. Les descendants des deux groupes ont des possibilités de vol très voisines entre elles et très comparables à celles des criquets élevés en groupes denses depuis de nombreuses générations (Tableaux 1 et 3). Beaucoup de criquets sont capables de longs vols continus, les femelles davantage que les mâles (0,88). Les mâles sont plus sensibles au groupement que les femelles (Tableau 2).

DISCUSSION

Les résultats présentés ici nous amènent tout naturellement à discuter certains d'entre eux qui nous semblent plus intéressants que d'autres.

TABLEAU 3

Possibilités de vol continu chez les criquets pélerins élevés en différentes conditions densitaires

	Génération d'isolément	Groupement à la mue imaginale				Groupement à l'éclosion				Deuxième génération de groupement à l'éclosion				Elevage à haute densité depuis de nombreuses générations			
		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	1	155	193	26	33	281	307	37	40								
Larves noires	2									625	640	58	68				
	3	135	155	19	23	220	258	30	30								
Larves intermédiaires	5	133	157	15	21	204	215	25	32								
	8	98	103	13	15	196	208	22	26								
	2									540	557	61	70				
Larves vertes	3	82	115	16	17	192	222	26	31								
	5	73	112	15	15	165	200	24	24								
	8	71	104	16	11	188	216	27	29								
Haute densité continue														588	650	60	57

Les durées de vol sont exprimées en minutes.

Lorsque les criquets sont groupés à la mue imaginale, la durée de vol maximum dépend de celle du témoin isolé, quelle que soit la couleur larvaire. Le coefficient d'augmentation de la durée de vol dans ce type d'expérience est globalement fonction de la durée de vol chez le criquet isolé de même âge. Le groupement imaginal étant le même pour tous les criquets d'un lot, on peut en déduire que son effet se fait davantage sentir chez les individus qui ont dès la mue imaginale un système neuroendocrinien plus apte à leur faire acquérir un potentiel de vol élevé.

Si le groupement a lieu dès l'éclosion, les coefficients de croissance indiquent que l'incitation à voler est supérieure à celle provoquée par la mue imaginale. De plus, le coefficient de croissance de la durée de vol est alors supérieur chez les adultes issus de larves vertes. Ces individus sont donc plus sensibles au groupement larvaire que ceux qui proviennent de larves noires. Cette période de sensibilité différentielle se situerait en grande partie au moins au cours de la vie larvaire puisque les criquets issus de larves vertes n'ont un indice d'augmentation supérieur à celui de leurs homologues issus de larves noires que s'ils sont groupés dès l'éclosion. Celui-ci tend à accroitre et à homogénéiser les possibilités de vol des criquets.

L'effet plus actif du groupement sur les larves vertes est à rapprocher des résultats obtenus par Ellis (1959, 1962, 1964) avec des larves de *Locusta migratoria migratorioides*. Cet auteur comparant l'action du groupement sur le taux de marche des larves montre qu'au second stade, les larves noires marchent davantage que les larves vertes qu'elles soient ou non entrainées à la marche tandis qu'à partir du troisième stade, les larves vertes ou noires ont des taux d'activité comparables. Ceci peut même se produire dès le deuxième stade. Au contraire, si elles restent isolées, une différence d'activité se maintient de façon instable au moins jusqu'au quatrième stade. Notons que Ellis (1951-1964) ne trouve aucune différence d'activité locomotrice entre les sexes chez les larves de *Locusta*.

Chez les adultes de *Schistocerca gregaria*, les coefficients de croissance entre les possibilités de vol des criquets isolés et des criquets groupés après la mue imaginale ou dès l'éclosion sont supérieurs chez les mâles. A couleur larvaire correspondante, ils sont plus sensibles au groupement que les femelles. De même, le rapport moyen des possibilités relatives des mâles et des femelles croit pour chaque cas de groupement. Cette mesure bien qu'approximative va dans le même sens que celui indiqué par les variations de coefficient.

Durée de vol	Isolement constant	Groupement à la mue imaginale	Groupement dès l'éclosion	Deuxième génération de groupement	Groupement à l'éclosion depuis de nombreuses GÉNÉRATIONS
♂/♀	0,71	0,81	0,83	0,88	0,03

Dans le cas inverse, les mâles perdent davantage leurs possibilités de vol que les femelles: le rapport est de 0,93 en élevage dense, (0,74) dès la première génération d'isolement, (0,71) pour l'ensemble des générations d'isolement étudiés.

Il apparait donc que les mâles sont plus sensibles aux effets du groupement et de l'isolement que les femelles; celles-ci en comparaison montrent une certaine inertie vis à vis du facteur densitaire.

Il n'est guère possible de savoir si dans la nature les femelles peuvent voler plus longtemps que les mâles au moins à certaines époques de leur vie. Les conditions d'élevage en groupes denses sont peut être insuffisantes pour amener le potentiel d'activité locomotrice des mâles au même niveau que celui des femelles et chez autant d'individus. Ce qui peut être le cas dans les essaims.

Si l'on admet que les caractères phasaires sont liés, le groupement aurait un effet inverse chez *Schistocerca* de celui qu'il provoque chez *Locusta* où les femelles subissent plus vite que les mâles les différences de densité en ce qui concerne les indices F/C et la couleur (Ellis, 1959).

Il y a accumulation des caractères de la phase isolée chez les larves de *Locusta* (Ellis, 1959), il en est de même sur le plan du comportement chez les *Schistocerca* adultes. Ces dernières constatations semblent vérifiées par Boulton chez leurs larves.

Nos expériences montrent que des animaux ayant subi plusieurs générations d'isolement sont incapables de voler plus de quelques dizaines de minutes à chaque test. Ceci permet de penser que dans la nature, les criquets de populations très dispersées depuis plusieurs générations ont des possibilités de migrations très limitées même par grand vent.

On sait en effet qu'en de tels cas, les criquets restent immobiles, cramponnés aux supports végétaux (Waloff, 1963). Si des coups de vent surprennent des individus en l'air, ceux-ci même en planant ne pourraient aller bien loin et cette éventualité ne saurait concerner qu'un nombre relativement restreint d'individus.

Au contraire, un certain nombre de criquets de première voire de deuxième génération d'isolement sont susceptibles de voler pendant quelques 30 minutes sans s'arrêter et d'avoir une durée totale de vol de 75 minutes au cours d'un test de deux heures aux manèges. Ces criquets sont capables d'effectuer par eux-mêmes de petites migrations nocturnes. Roffey & Popov (1968) ont observé de tels faits sur le terrain. Ces criquets peuvent même parcourir de grandes distances grâce au rôle porteur du vent (Rao, 1937, 1949, 1960; Bhatia, 1939; Rao & Bhatia, 1939; Rainey, 1962; Waloff, 1963). Ils volent et planent alors tour à tour.

De tels criquets ayant si peu de tendance à voler ne se déplacent jamais de jour ce qui se comprend aisément puisque la possibilité de voler à la lumière dépend de la valeur de la tendance au vol (MICHEL, 1968 b, 1969).

Les populations sont rarement pures dans la nature, les individus de phases et de genres différents coexistent très souvent. Les vols nocturnes sont d'autant plus nombreux que la densité de ces populations est grande et que les criquets sont peu solitarisés (WALOFF, 1963).

Divers observateurs de terrain (REGNIER, 1931; FAURE, 1937; RAO, 1937; VOLKONSKY, 1942; RUNGS, 1962) signalent des vols de populations dispersées en plein jour. La tendance au vol de ces populations doit être forte pour leur permettre un vol aussi prolongé en pleine lumière. Nos expériences amènent quelques éclaircissements à ce sujet. Des résultats exposés ici montrent qu'une faible proportion de criquets peut acquérir après un groupement à la mue imaginale une tendance au vol suffisante pour voler en plein jour pendant un temps appréciable (MICHEL, 1969 b). Certaines hypothèses se trouvent ainsi renforcées: ROFFEY (1963) se référant à ELLIS (1959) souligne que des criquets présentent une activité diurne due à ce qu'ils ont subi l'influence de larves grégaires du V stade. Dans ce cas, le nombre d'individus volant la nuit est inférieur à la normale. Cet auteur précise que le vol prédominant nocturne devient diurne en l'espace de deux semaines mais que cette variation ne concerne pas obligatoirement toute la population.

KENNEDY (1939) et ROFFEY (1963) notent aussi de courts vols spontanés en plein jour chez des adultes morphologiquement solitaires à cuticule dure se trouvant avec des bandes larvaires de quatrième et de cinquième stades. KENNEDY (1939) rapporte également que des solitaires partent en plein jour par petits groupes avec des grégaires d'un essaim posé dans leur biotope.

Nous montrons ici que le groupement dès l'éclosion accroit les possibilités de vol des criquets et le nombre des individus capables de performances suffisantes pour se déplacer de façon importante le jour. L'action du groupement pendant la vie larvaire est particulièrement efficace. Elle tend à égaliser les possibilités de vol des criquets quelle que soit leur couleur larvaire, c'est à dire dans une certaine mesure leur degré de solitarisation.

ROFFEY & POPOV (1968) décrivent un cas de grégarisation. Des larves de parents solitaires ayant acquis peu à peu un comportement grégaire forment une fois adultes de petits essaims qui s'envolent de jour. Ceux qui restent partent de nuit.

Nos expériences montrent qu'en deuxième génération de groupement dès l'éclosion, les criquets dont les grands parents étaient isolés depuis deux générations présentent les mêmes possibilités de vol que criquets élevés en grande densité depuis des générations.

Nous précisons ici les effets de l'isolement ou du groupement et les performances possibles qui en résultent en fonction de l'âge auquel le changement intervient de la couleur larvaire et du sexe.

Les conditions rigoureusement standards du laboratoire nous mettent à l'abri des effets secondaires induits dans la nature par les conditions écologiques et pouvant grandement influer sur tout ou partie des caractères phasaires ainsi que l'ont prouvé de nombreux travaux en laboratoire (ALBRECHT, 1967; CASSIER, 1968; PAPILLON, 1967) et des observations sur le terrain telles celles de ZOLOTAREVSKY & MURAT (1938) et de STOWER, DAVIES & JONES (1960). Ainsi est-il probable que les criquets arrivés au cours d'une journée sans vent et dont une partie fit preuve de la grande activité nocturne décrite par ROFFEY (1963) ont une morphologie type de solitaire dues à des facteurs écologiques. Leur comportement résulterait d'un début de grégarisation même si leur activité est en réalité moins intense qu'on ne le pense (vols d'une dizaine d'heures). L'observation nocturne est très difficile et aléatoire de sorte que l'auteur lui-même émet un doute sur la durée réelle des vols.

RÉSUMÉ

Nous avons étudié la durée maximum de vol que peuvent fournir sans aucun stimulus des Criquets Pélerins au cours d'une suspension à des manèges individuels, dans des enceintes isolées et obscures.

Nous précisons les effets de la densité sur les performances de vol et les proportions de criquets capables d'effectuer des vols continus. Nous tenons compte de la génération d'isolement ou de groupement, de l'âge auquel le changement densitaire intervient (à l'éclosion ou après la mue imaginale) de la couleur larvaire et du sexe.

Au cours des générations d'isolement, les criquets provenant de larves noires conservent davantage leurs possibilités de vol que leurs homologues provenant de larves vertes, surtout les femelles.

Lorsque les criquets sont groupés à la mue imaginale, la durée maximum de vol s'accroit d'autant plus qu'elle est elle même importante si on garde le criquet isolé toute sa vie.

Les individus groupés dès l'éclosion volent davantage que s'ils sont seulement groupés à la mue imaginale. Les individus provenant de larves vertes, sont plus sensibles au groupement larvaire que ceux issus de larves noires. Ceci a pour résultat de tendre à l'égalisation des possibilités de vol des criquets.

Une seule génération d'isolement suffit à faire disparaitre toutes possibilités de migration active importante. Deux générations de groupement peuvent suffire à permettre à nouveau les performances effectuées par les criquets élevés en grande densité depuis de nombreuses générations.

Les mâles sont plus sensibles aux variations densitaires que les femelles et dans l'ensemble, ils volent moins qu'elles.

RÉFÉRENCES

ALBRECHT, F. O. (1967). Polymorphisme phasaire et Biologie des Acridiens migrateurs. — Masson et Cie, Editeurs.

BHATIA, O. (1939). The influence of dust storms on the migration of the Desert Locust. — Ind. J. Ent. 1, p. 49-51.

BOULTON, J. (1967). In: ALBRECHT, F. O.

CASSIER, P. (1968). Détermination de la période photosensible chez le Criquet Migrateur Africain, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), Phase grégaire. — Ins. Soc. 1, p. 3-30.

ELLIS, P. E. (1951). The marching behaviour of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) in the laboratory. — Anti Locust Bull. 7, p. 1-46.

—— (1959). Some factors influencing phase characters in the nymphs of the *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) — Ins. Soc. 6, p. 21-30.

—— (1962). The behaviour of locusts in relation to phases and species. — Coll. Inter. C.N.R.S. Paris 114, p. 123-143.

—— (1964). Marching and Colour in Locusts hoppers in relation to social factors. — Behaviour 23, p. 177-192.

FAURE, J. C. (1937). Some recent advances in research on locust problems. — South Afr. Sci. 33, p. 797-811.

KENNEDY, J. S. (1939). The behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria*, Forsk) in an outbreak centre. — Trans. Roy. Ent. Soc. London 89, p. 385-542.

MICHEL, R. (1964). Observations résultant de l'enregistrement individuel au laboratoire de l'activité de vol chez le Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) (Insecte orthoptéroïde). — C.R. Acad. Sc., Paris 2588, p. 5271-5273.

—— (1969a). Etude au laboratoire des variations de la tendance au cours du vieillissement chez le Criquet Pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Rev. Comp. An. 3, 46-65.

—— (1969 b). Etude au laboratoire de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). Sous presse.

—— (1970 a). Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations — Sous presse.

—— (1970 b). Etude comparée de l'envol et de l'arrêt de vol en fonction de la lumière et de l'obscurité chez le criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) élevé isolément ou en groupe dense — Sous presse.

PAPILLON-TCHELEBI, M. (1967). Facteurs Ecologiques et Phases chez le Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). — Thèse, Paris.

RAINEY, R. C. (1962). Some effects of environmental factors on movements and phase change of Locusts in the field. — Coll. Int. C.N.R.S. Paris 114, p. 175-99.

—— (1963). Meteorology and the migration of Desert Locusts W.M.O. 138, T P, 64. — Anti-Locust Mem. 7, p. 1-115.

RAO, Y. R. (1937). A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocera gregaria* Forsk). — C.R. (IV Confer. Int. Antiacrid. Le Caire (1936), p. 10-1.

—— (1942). Some results of studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in India. — Bull. Ent. Res. London 33, p. 241-65.

—— (1960). The Desert Locust in India. — Ind. Council Agric. Res. New-Delhi.

—— & BHATIA O. (1939). On the probability of seasonal migration among the solitary phase individuals of *Locusta migratoria* in North West India. — Indian J. Agric. Sci. Delhi 9, p. 79-107.

REGNIER, P. R. (1931). Les invasions d'Acridiens au Maroc de 1927 à 1931. — Dir. Gen. Afr. Def. Cult. Rabat 3.

ROFFEY, J. (1963). Observations on night flight in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). — Anti Locust Bull. 39, p. 1-32.

—— & POPOV, G. (1968). Environmental and behavioural Processes in a Desert Locust Outbreak. — Nature 219, p. 446-10.

RUNGS, C. E. (1962). Quelques aspects peu connus du comportement du Criquet Pélerin au Maroc. — Coll. Int. C.N.R.S. Paris 114, p. 165-174.

STOWER, W. J., DAVIES, D. E. & JONES, I. B. (1960). Morphometric studies of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). — J. Anim. Ecol. 29, p. 309-339.

VOLKONSKY, M. (1942). Observations sur le comportement du Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria*, Forsk) dans le Sahara Algéro-Nigérien. — Arch. Inst. Pasteur — Alger 18, p. 43-62.

WALOFF, Z. (1963). Field studies on the solitary and transient Desert Locusts on the Red Sea Area. — Anti Locust Bull. 40, 93 p.

ZOLOTAREVSKY, B. N. & MURAT, M. (1938). Rapport scientifique sur les recherches de la mission d'étude de la biologie des Acridiens en Mauritanie (A.O.F.) Première mission. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N. Alger 29, p. 20-103.

SUMMARY

The maximum time *Schistocerca gregaria* imagos while suspended can fly without any stimulation has been studied on individual roundabouts in dark isolated enclosures.

Population density affects flying performances. The number of preceding generations of solitary or grouped insects has been taken into account as well as sex, the colour of the nymphs and the moment when change of density occurs (at hatching or after the imaginal moult).

During all generations in isolation, locusts descending from black nymphs keep their flying potential better than those descending from green nymphs, especially females.

When locusts are grouped after the imaginal moult, the maximum duration of flight increases more than it would have been if the imagos had been kept isolated.

Individuals grouped after hatching fly more than if they were grouped after the imaginal moult. Locusts descending from green nymphs are more sensitive to nymphal grouping than those from black ones. Thus the flying capacities of both colour variations tend to become equal when each of them lives under group conditions.

Only one generation in isolation is enough for all important active migration possibilities to disappear.

Two generations of grouping can be enough to obtain performances comparable to those of locusts bred in high density populations since many generations. Males are more sensitive to population density variations than females. On the whole, males fly less than females.

note n° 2

Rev. Comp. Animal — T. 3 — 4e trim. 1969 — pp. 46 à 65 — Crépin-Leblond et Cie, Edit. Paris

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL AU COURS DU VIEILLISSEMENT CHEZ LE CRIQUET PÈLERIN SCHISTOCERCA GREGARIA (Forsk)

par R. MICHEL

Laboratoire de Psychophysiologie
Faculté des Sciences, Rennes

SOMMAIRE

INTRODUCTION .. 48

MATÉRIEL ET MÉTHODE .. 48

— Elevage .. 48

— Durée et rythme de suspension des Criquets sur les manèges .. 49

Enceintes de vol .. 49

— Formation des groupes de vol .. 49

RÉSULTATS .. 50

— Définition des paramètres permettant d'atteindre les caractéristiques du vol .. 50

— Analyse du comportement de vol de Criquet ..

A — Vitesse de déplacement des Criquets en vol au laboratoire .. 52

B — Comportement de vol de la catégorie G1 .. 52

a) — Caractérisation des courbes de vol chez les femelles .. 52

b) — Comparaison des courbes de vol des mâles à celles des femelles 55

C — Comparaison des catégories G2 et G3 à la catégorie G1 .. 55

a) — Catégorie G2 .. 56

b) — Catégorie G3 .. 56

DISCUSSION .. 58

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .. 63

Résumé

Nous avons défini et quantifié des caractéristiques du vol en conditions artificielles de Schistocerca gregaria *des deux sexes élevés au laboratoire. Nous avons tenté de reconnaître l'influence du vieillissement dans les variations possibles de la tendance de vol. Les femelles ont une tendance au vol importante au cours de la maturation sexuelle et vers le milieu de chaque interponte. Les mâles ont une tendance au vol alternativement croissante et décroissante. Chez les deux sexes les capacités de vol diminuent avec le vieillissement. Plus les femelles ont une tendance élevée et précoce à l'activité locomotrice, plus le dépôt de la première oothèque se fait rapidement et plus les interpontes sont courtes et inversement. Les mâles ont en général une tendance au vol inférieure à celle des femelles.*

Les variations des trois paramètres choisis pour caractériser le vol (durée, vitesse, distance mesurée) sont assez voisines, mais la vitesse reste plus stable que les autres ; le paramètre de durée peut à lui seul fournir une bonne caractérisation du vol.

L'activité de vol s'effectue le plus souvent en deux phases caractéristiques : le « vol d'entrée » et le « vol principal ». Leur importance relative et l'intervalle de temps qui les sépare varient en fonction de l'âge. Ces vols sont souvent indiscernables lors des vols soutenus.

Summary

We have defined and quantified the characteristics of flight in artificial conditions for both sexes of Schistocerca gregaria *reared in the laboratory. We have tried to discover the influence of ageing on variations of their tendancy for flight. For this, our locusts were suspended on individual roundabouts in total darkness, for two hours every other day.*

We classified the locusts arbitrarily in four categories according to the results :

G 1 : intense and early locomotive activity.

G 2 : locomotive activity less intense but lasting longer.

G 3 : feeble locomotive activity starting late.

G 4 : no flying activity.

On the whole, the more the females show an intense and early-starting locomotive activity, the quicker the first pod is laid, and the shorter, the time between two successive ovipositions, and vice-versa.

The variations of the three parameters chosen to characterise flights (duration, speed and measurement distance) are very similar, but the speed varies less than the others ; the time parameter alone can give a good characterisation of a flight. Difference between the experimental categories (G 1 to G 4) are well marked in the graphs representing the finer modalities of the variations in the locust's aptitude to fly : type of flight (sustained or discontinuous) ; number of bouts of energy during a lifetime ; relative speed in the energy variations. The males, on the whole, show less tendency to fly than the females. Category G 1 and G 2 males and females show increasing flying activity up to the time of laying the first pod, activity which then decreases more or less quickly. Just before and just after oviposition, females show a marked drop in their tendency to fly (duration and speed = average). Inhibition complete during a few hours before or after oviposition. Males have minimal and maximal activity periods varying in importance according to their age and category. All these locusts maintain sustained flights at certain times.

Category G 3 locusts show two periods of increased flying before laying the first

egg pod. Generally both sexes tendency to fly becomes maximum after this stage. None generally performs sustained flights.

Flying activity can generally be divided into two distinctive types : the « starting flight » and the « main flight ». Their relative importance, and the time interval between the two varies according to age. These two types often cannot be separated during sustained flights.

Introduction

A la suite d'Uvarov (1928) et de Faure (1932), les observateurs de terrain comme les expérimentateurs de laboratoire pensent que l'activité locomotrice constitue un des traits caractéristiques du comportement des criquets pèlerins de la phase grégaire.

Cette activité s'exprime aussi bien chez les larves que chez les adultes. Elle a souvent été mise en rapport avec les facteurs de l'environnement comme avec la physiologie des insectes. Une de ses expressions les plus difficiles à quantifier dans la nature est le vol des adultes ; cette difficulté se mesure aux divergences de points de vue des observateurs et à la grande imprécision de leurs rapports.

Les méthodes que nous avons mises au point depuis quelques années au laboratoire pour l'étude du vol permettent de mieux intégrer les facteurs de causalité et permettent de préciser certaines des modalités de ce comportement. La présente note exposera les résultats généraux obtenus sur des criquets élevés en groupes denses et dont nous avons décrit précédemment le mode d'enregistrement du vol (Michel 1962).

Matériel et méthode

1. *Elevage*

L'élevage des criquets (la souche nous est parvenue de l'Anti locust Research Centre de Londres en 1957) est effectué dans des conditions artificielles (éclairage par lampes qui permettent de contrôler les facteurs lumineux, thermiques et hygrométriques. Nous sommes ainsi continuellement à l'abri de toute variation saisonnière du nycthémère, dont les incidences ont été signalées dès 1957 par Norris et étudiées avec précision ensuite par ce même auteur et différents chercheurs : Albrecht (1965), Albrecht et Cassier (1965), Cassier (1965 a, 1965 c, 1966 a, 1968), Papillon (1960, 1965). L'air ambiant est renouvelé en permanence et des dispositifs appropriés établissent automatiquement la photothermopériode qui se caractérise de la manière suivante dans les cages d'élevage.

Nycthémère	Gradient thermique	Gradient lumineux	Gradient hygrométrique
8 H à 18 H	33° à 46°	350 à 6000 lux	20 à 25 RH
18 H à 8 H	25°	Obscurité	35 à 45 RH

Les cages (140 × 50 × 60 cm) de notre élevage de base contiennent un grand nombre de géniteurs de même âge afin d'éviter les effets de forçage de la maturation par des phéromones (Chauvin 1941, Norris 1952, 1954, 1964, Loher 1960). Les dimensions des cages permettent de courts envols aux criquets. Ceux-ci se produisent de façon répétée en fin de matinée jusqu'au soir.

Nous n'avons rigoureusement jamais constaté d'hétérogénéité dans la pigmentation des larves. Notre élevage possède les caractéristiques d'individus hautement grégaires selon les nomenclatures de Dirsh (1953) et de Stower (1959).

Les insectes ont en permanence du son et de l'ouate humide. La nourriture fraîche est composée essentiellement de *Glycéria fluitans* de la mi-avril à la mi-décembre, d'un mélange de *Scirpus palus-*

tris de chou, de laitue et d'herbe pendant le reste de l'année.

2. *Formation des groupes de vol.*

Les groupes de criquets destinés à l'étude du vol sont constitués de la manière suivante :

— à partir de grands lots de larves écloses en un seul jour, les mues imaginales se répartissent sur trois jours au plus. Le lendemain de la mue nous prélevons la population de vol uniquement parmi ceux qui ont mué le deuxième jour (jour de la quasi totalité des mues).

Nous éliminons les individus manifestant une malformation et ceux dont le poids s'éloigne nettement de la moyenne : femelle 1,84 g — mâle 1,38 g. De la sorte nos groupes de vol sont formés d'individus anatomiquement homogènes, qui sont placés dans des cages de prétraitement (40 × 40 × 45 cm), ventilées, thermostatisées et subissant une photothermopériode automatique rigoureuse, la plus proche possible des conditions de l'élevage (9 h. à 18 h : 35° ; 18 h à 9 h : 25°).

Lorsque le tégument est durci (5e jour) on fixe sur le pronotum des insectes une agrafe colorée et numérotée qui permettra d'individualiser le comportement. Seuls reçoivent cette agrafe les animaux susceptibles de répondre positivement et immédiatement à un test d'envol : l'animal est soulevé à la pince (perte du contact tarsien) et reçoit un jet d'air sur les sensilles frontales (Weis-Fogh 1949, 1950, 1956. Haskell 1959 b, 1960, Guthrie 1966).

Chaque cage de prétraitement reçoit 15 mâles et 15 femelles porteurs d'agrafes et 30 criquets des deux sexes comme témoins (le critère de comparaison étant la date de la première ponte).

3. *Enceintes de vol.*

Les vols sont réalisés à l'obscurité dans les enceintes cylindriques, insonorisées et maintenues en permanence à 35° (± 0,1). L'hygrométrie est de 40 RH.

Dans nos premiers travaux nous faisions voler 18 ou 36 criquets en groupe sur des manèges de type Weis-Fogh (Michel, 1960). Mais, afin de dominer les problèmes des excitations possibles de nos insectes par la vue, ou par les effets acoustiques ou vibratoires directs du vol des congénères, nous avons été amené à établir dans nos enceintes des partitions horizontales.

Celles-ci isolent des « étages de vol » parcourus chacun par un seul criquet suspendu à un bras mobile (rayon 65 cm), dont le déplacement est enregistré automatiquement.

L'ensemble du dispositif a déjà été décrit (Michel, 1962). Soulignons seulement que nous avons apporté diverses simplifications au dispositif sans changer les bases théoriques et pratiques de la caractérisation du vol des criquets.

4. *Durée et rythme de suspension des criquets sur les manèges.*

Ils ont été dictés par l'expérience.

— Le temps de suspension peut être réglé par les capacités propres d'expression du vol. Le criquet reste alors sur le manège jusqu'à ce que son vol se termine, sans intervention de l'expérimentateur.

On peut ainsi obtenir des vols continus de 10 à 23 heures, une ou deux fois séparés par un à trois jours. Ensuite il est impossible d'obtenir un nouveau vol, soit pendant toute la vie du criquet, soit pendant une à trois semaines.

— Le temps de suspension peut être réglé par l'expérimentateur. L'expérience ayant montré qu'une suspension de deux heures suffisait à définir la plupart des caractéristiques du vol des criquets, nous avons cherché à déterminer un rythme de

suspension qui permette de réaliser le but exprimé plus haut : étudier les variations de la physiologie et de la tendance au vol d'un même individu adulte au cours de son vieillissement.

Après divers essais nous avons choisi de suspendre nos insectes sur les manèges pendant deux heures, tous les deux jours, pendant la plus grande partie de leur vie imaginale.

En prenant la date de chaque ponte comme référence temporelle il est possible de définir de manière précise, au moins pour les femelles, un certain nombre de points caractéristiques des courbes de vol.

Les insectes ne reçoivent de la nourriture herbacée fraîche qu'après leur suspension, de façon à ce qu'un apport important en ions K^+ ne diminue pas l'activité du système nerveux influant ainsi sur le comportement de vol (Roeder 1948, 1963, Hoyle 1954, 1962 b, Ellis et Hoyle 1954, Boistel 1960).

Résultats

1. *Définition des paramètres permettant d'atteindre les caractéristiques du vol.*

A notre connaissance, jusqu'à présent, seul Weis-Fogh s'est préoccupé d'une quantification du vol des criquets au laboratoire, cherchant à connaître le rôle du corps gras et des glucides dans la dépense et la couverture énergétique (1952), leurs performances maxima en vols de groupe (1956) et l'élévation de température des muscles pthérothoraciques au cours du vol (1964). Cet auteur caractérise les quantités de vol par leur durée et par leur vitesse moyenne.

Il nous a semblé utile, en vue de la comparaison et de la généralisation des résultats, de choisir les mêmes paramètres de durée et de vitesse. Nous y ajouterons l'expression de leur produit que nous nommerons simplement « distance mesurée ». Nous n'emploierons pas le terme « travail » car nous ne pouvons pas plus apprécier exactement l'effort nécessaire à faire tourner le manège que comparer directement ce que réalise un criquet suspendu à un manège et les performances d'un criquet se déplaçant dans la nature avec ou contre le vent.

Notre but diffère cependant de celui de Weis-Fogh ; nous ne cherchons pas à décrire la liaison globale immédiate entre le vol et les réserves du moment. Nous tentons de comparer l'animal à lui-même au cours du vieillissement en présentant des courbes dans lesquelles nous exprimons, au moyen des paramètres choisis, les vols que nous obtenons au cours des suspensions individuelles répétées de deux heures que nous avons définies.

Typiquement, lorsqu'on suspend un criquet à un manège il présente une première réaction que l'on peut rapporter en partie aux perturbations liées aux manipulations (la perte brutale du contact tarsien joue ici un rôle important).

Cette réaction, déjà observée par Weis-Fogh, s'exprime par un vol que nous nommons « vol d'entrée ». Il peut être d'une seule venue ou bien il peut s'exprimer par plusieurs bouffées d'envols. Sa durée est variable. Il est suivi en général, plus ou moins rapidement, par le « vol principal », lui-même exprimé soit d'une manière continue, soit par des séries de vols élémentaires de durée variable.

Dans certains cas le « vol principal » n'a pas lieu et les courbes traduisent seulement le « vol d'entrée » ; dans d'autres cas les deux vols se confondent.

Les résultats présentés ici démontreront que le « vol d'entrée » et le « vol principal » dépendent globalement des mêmes facteurs internes et externes. Sauf en quelques cas particuliers, nous avons

réuni les expressions quantitatives des deux activités.

Typiquement, l'enveloppe totale des courbes obtenues au cours du vieillissement pour l'un ou l'autre des paramètres choisis présente une première partie croissante au début de la vie imaginale et une dernière partie décroissante à la fin de cette vie.

Entre ces extrêmes, un palier plus ou moins prononcé correspond à l'aptitude maximum des criquets au vol. Cependant il faut signaler que les courbes comprises dans cette enveloppe présentent des irrégularités qui leur font atteindre le maximum avec une périodicité variable suivant le sexe.

2. *Analyse du comportement de vol des criquets.*

Pour une plus grande commodité de l'exposé, nous avons classé nos criquets en diverses catégories sur les critères suivants (1) :

— Valeur relative du palier de l'enveloppe des courbes.

— Date de la première ponte et durée des interpontes.

— Rapidité de croissance et de décroissance des paramètres caractérisant le vol.

— Ceux qui atteignent une activité maximum de manière progressive mais directe. Celle-ci s'observe avant la période de dépôt des premières oothèques par les femelles.

Deux sous-catégories peuvent être reconnues ici :

a) Les insectes dont l'activité est très intense mais diminue vite. Nous les dénommerons groupe G 1 (2). Ce groupe représente environ 21 % des femelles et 15 % des mâles.

b) Les insectes dont l'activité est moins intense mais dure plus longtemps. Nous les classons dans le groupe G 2, qui représente 31 % des femelles et 25 % des mâles.

— Ceux qui ont une activité maximum très nettement inférieure à celle exprimée par les groupes précédents. Ce maximum est atteint le plus souvent en trois paliers successifs. Il se place en général après la période de dépôt des premières oothèques par les femelles du groupe. L'activité décroit néanmoins assez rapidement. Ces insectes forment le groupe G 3, qui représente environ 35 % des femelles et 42 % des mâles.

La catégorie G 4 est constituée d'animaux ne présentant qu'une activité de vol nulle ou anarchique. Cette catégorie comprend 13 % des femelles et 18 % des mâles.

Nos expériences ont porté sur 120 criquets femelles et sur autant de mâles. La façon dont ils se répartissent est indiquée dans le tableau A ci-après :

Catégories	G o/o	Morts o/o	G1 o/o	G2 o/o	G3 o/o	G4 o/o
♀	85,8	14,16	21,3	31,06	34,9	12,6
♂	89,16	10,83	14,95	25,05	42,05	17,75

Tableau A

Ce tableau montre que la tendance au vol est supérieure chez les femelles.

(1) On se reportera chaque fois qu'il sera nécessaire aux graphiques 1, 2, 3, 4, 5 et 6 ainsi qu'aux tableaux A, B, C où sont consignées les caractéristiques concernant les trois catégories.

(2) Notons que le nombre de femelles et de mâles de la catégorie G 1 est relativement restreint comparé à celui des autres catégories présentant une activité de vol. Nous avons, à la suite de ces expériences, testé des criquets en les suspendant le dixième jour afin de déceler aisément les G 1. Les valeurs obtenues à partir de ces animaux étant très comparables à celles exprimées par les animaux des lots de base, nous en avons tenu compte dans l'établissement des courbes de vol de cette catégorie. Le nombre total de mâles et de femelles de cette catégorie ont ainsi été respectivement : 36 et 35.

A — *Vitesse de déplacement des criquets en vol au laboratoire.*

Le paramètre vitesse présente des caractéristiques qu'il est indispensable de connaître afin de mieux comprendre l'évolution des quantités de vol chez les deux sexes de toutes catégories. C'est pourquoi nous exposons quelques généralités sur les fluctuations de ce paramètre.

Un criquet suspendu à nos manèges vole à une vitesse légèrement inférieure à la vitesse maximum qu'il peut déployer à tout instant (si, par exemple, on l'excite) ou il ne vole pas. La vitesse de déplacement lors d'une suspension n'est pas liée le plus souvent à la durée du vol (sauf parfois lors de vols continus ou lors de très nombreux vols de faible durée). A la fin de la suspension elle peut alors avoir diminué de 10 à 15 %.

Hormis ces cas, la vitesse n'est pas non plus liée à la période où le vol se déroule au cours de la suspension. Cependant la vitesse de déplacement du criquet après son accrochage est en général un peu supérieure à celle qu'il adoptera ensuite.

Au cours de la vie du criquet, la vitesse moyenne ne montrera pas de grandes variations. La plus importante est due à la sénescence. Celle-ci influe bien moins sur la vitesse moyenne que sur la durée de vol.

Un criquet vole peu les premiers jours. Sa vitesse moyenne croit en quelques jours puis se stabilise à un niveau sensiblement plus élevé, atteignant un palier lors des vols continus.

La vitesse décroit ensuite chez les femelles peu avant la ponte. A chaque interponte la vitesse moyenne augmente, puis diminue. Des fluctuations périodiques se retrouvent également chez les mâles. Elles vont de pair avec celles de la durée du vol mais sont considérablement moins importantes.

La vitesse moyenne globale décroit peu à peu avec le vieillissement et tend vers des valeurs inférieures à celles enregistrées au tout début des vols.

B — *Comportement de vol de la catégorie G* 1.

a) Caractérisation des courbes de vol chez les femelles.

Les courbes de durée, de vitesse et de travail (graphique n° 1) font apparaître chez ces animaux :

— une augmentation progressive de la quantité de vol au cours des seize premiers jours. Toutefois cette progressivité s'exprime en trois phases principales :

* une phase relativement lente avant le 9e jour.
* Une phase rapide du 9e au 14e jour.
* Une phase lente qui conduit au maximum.

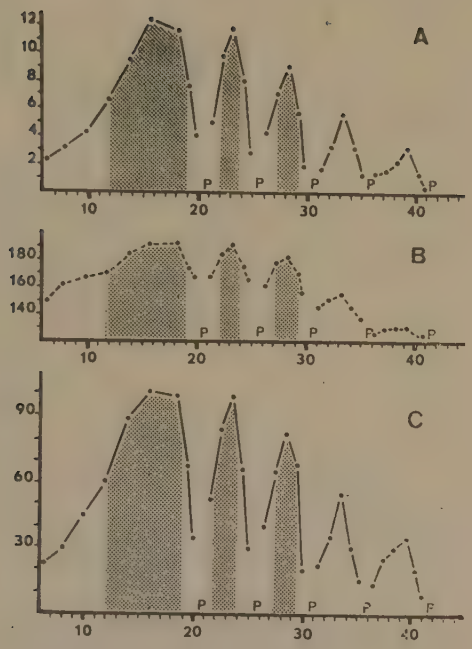
— La première ponte intervient entre le 20e et le 21e jour (20,5) et elle se marque par une rupture brutale de la quantité de vol de la femelle considérée.

Cette rupture consiste en une suppression totale mais momentanée (quelques heures) du vol d'une femelle suspendue au manège.

— Dès le 23e jour l'insecte manifeste à nouveau les possibilités maximales qu'il avait déjà montrées avant la ponte. La pente des courbes qui atteignent ce maximum est donc très grande.

Les pontes suivantes (25,6, 30,7, 35,7, 41,5 jours) sont également marquées par des chutes et des remontées quantitatives dans l'expression du vol. Les « pics » atteints au cours des interpontes diminuent de plus en plus d'importance. Ils se situent dans la partie décroissante de l'enveloppe globale.

La pente des courbes, au cours des interpontes, montre que les variations quantita-



Graphique 1

Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des femelles de la catégorie 1 (G 1).

A — Distance mesurée exprimée en kilomètres.

B — Vitesse moyenne de déplacement exprimée en centimètres par seconde.

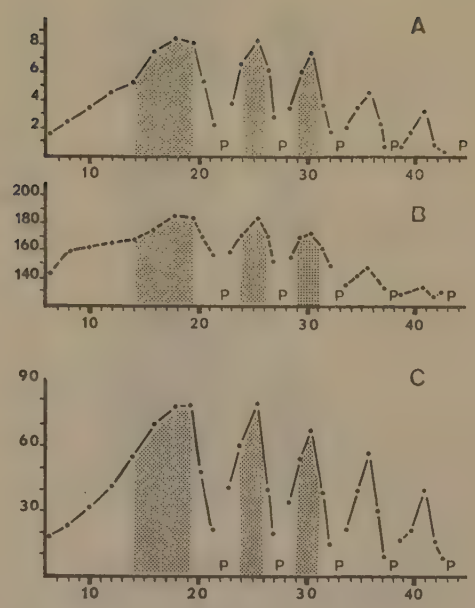
C — Durée de vol exprimée en minutes.

En abscisses, l'âge des insectes exprimé en jours.

En ordonnée, les valeurs absolues des paramètres étudiés.

P : ponte

Epoque des vols soutenus importants



Graphique 2

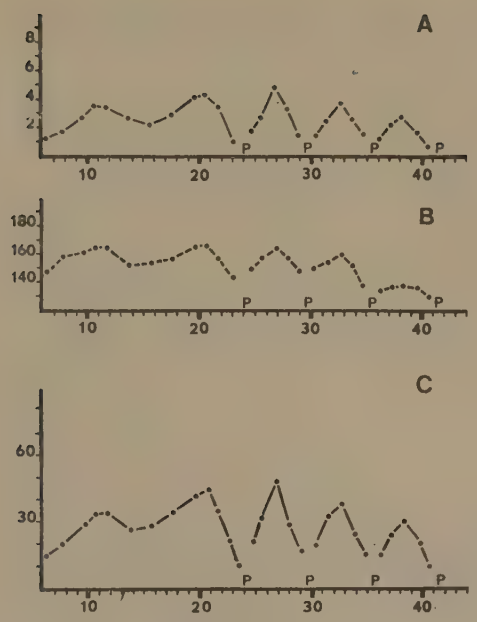
Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des femelles de la catégorie 2 (G2).

tives sont de plus en plus lentes. Il existe un plus grand délai temporel entre la ponte elle-même et l'expression des vols qui la précède et qui la suive.

Soulignons que la remontée de l'activité de vol après un dépôt d'oothèques se fait en deux phases : une phase principale assez rapide et une phase secondaire lente. Elle est d'autant plus lente que la femelle vieillit davantage. Le rapport entre les deux phases évolue dans le sens de l'égalité alors qu'au début la phase rapide était nettement prépondérante sur la phase lente.

Si on compare les trois paramètres caractérisant les variations des quantités de vol exprimées (durée de vol, vitesse de déplacement et distance mesurée) à la fin des deux grandes périodes (croissance et décroissance globales), on s'aperçoit que le paramètre vitesse manifeste les fluctuations les plus lentes et les plus faibles au contraire du paramètre distance mesurée pour qui elles sont les plus rapides et les plus grandes (tableaux B et C).

Au cours des périodes successives d'activité, deux types de vol peuvent se manifester pendant la suspension de deux heures : un vol continu et un vol plus ou moins discontinu à rythmicité variable. Le type continu caractérise les périodes de l'activité la plus intense (12e au 19e jour, 22e au 25e et 27e au 29e jour). Le type discontinu précède la première période de

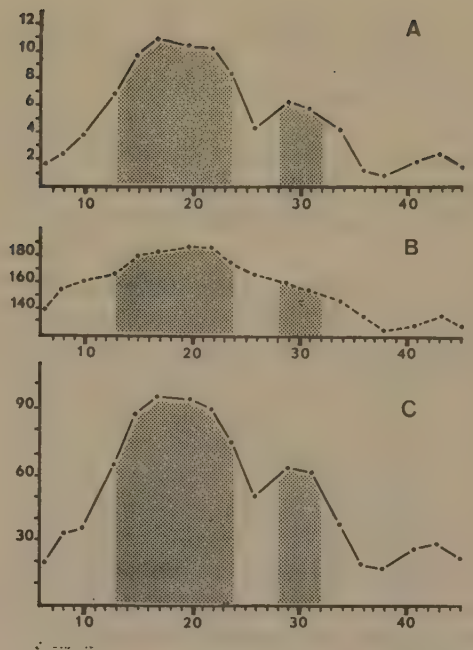


Graphique 3

Voir complément de légende page 53.

Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des femelles de la catégorie 3 (G 3).

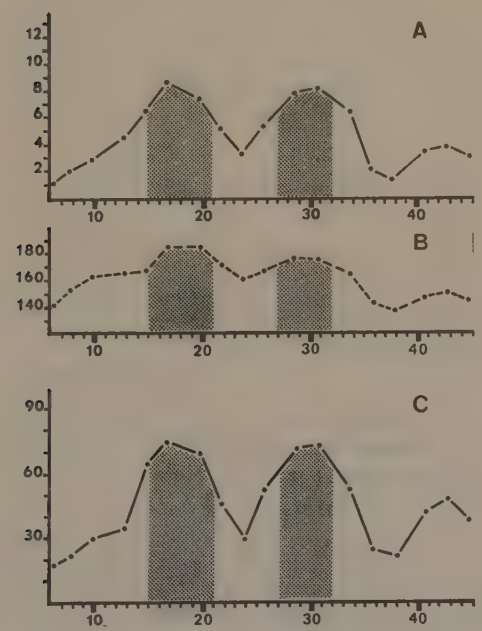
Voir complément de légende page 53.



Graphique 4

Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des *mâles* de la catégorie 1 (G 1).

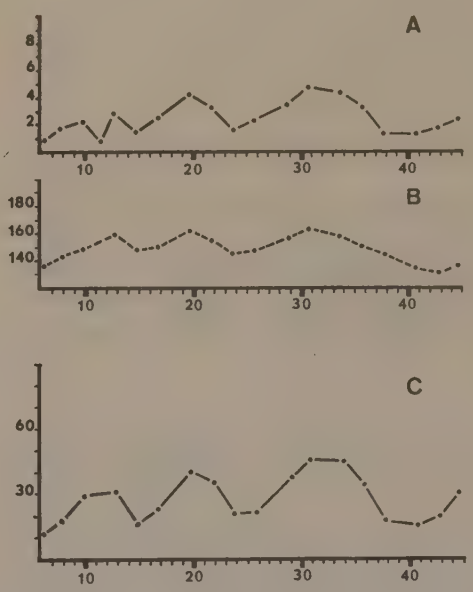
Voir complément de légende page 53.



Graphique 5

Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des *mâles* de la catégorie 2 (G2).

Voir complément de légende page 53.



Graphique 6

Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des *mâles* de la catogérie 3 (G 3).

Voir complément de légende page 53.

vol maximum, encadre ensuite les trois premières pontes, puis s'exprime seul.

Le « vol d'entrée » est supérieur au « vol principal » dans les premiers jours de suspension, puis les valeurs s'égalisent et le second l'emporte sur le premier.

Le « vol principal » est de plus en plus considérable et se distingue de moins en moins du « vol d'entrée », surtout pendant les périodes de vol semi-continu et continu. A partir du 32e jour, à nouveau, le « vol d'entrée » se manifeste séparément.

b) Comparaison des courbes de vol des mâles à celles des femelles.

La comparaison des courbes représentatives des mêmes paramètres pour les mâles (graphique n° 4) et pour les femelles (graphique n° 1) met en évidence les faits suivants :

La progressivité de l'augmentation de la quantité de vol n'est pas la même. La quantité d'activité des mâles, au cours de la première phase, est inférieure à celle des femelles alors que pour les maxima les différences sont réduites. La vitesse, sensiblement inférieure au début, se rapproche aussi de celle des femelles plus tard. Le maximum d'activité constitue une sorte de plateau s'étalant sur une huitaine de jours.

Comme chez les femelles une diminution de l'activité se manifeste ensuite. Elle se situe entre le 22e et le 28e, mais elle est faible en comparaison de l'absence de vol chez les femelles.

Chez les mâles s'observe ensuite, comme chez les femelles, un second plateau d'activité qui persiste quelques jours mais qui est moins élevé que le premier.

Du 32e au 38e jour se manifeste une diminution très nette de l'importance du vol des mâles. Elle caractérise la fin de leur période de grande activité. Elle pourra être suivie par quelques phases de reprise des vols (40 au 55e jour), mais ceux-ci seront de moins en moins intenses. Les phases seront séparées par des périodes d'inactivité de plus en plus marquées. Ainsi, au cours du vieillissement, les maxima de vols s'établissent aux 17e, 29e 43e et 55e jours.

Comme chez les femelles, nous observons chez les mâles un vol plus ou moins discontinu jusqu'au 14e jour. Il devient continu ensuite pour passer, du 23e au 28e jour, à des vols surtout discontinus. Il est à nouveau continu quelques jours, puis jusqu'à la fin il reste discontinu. Le tableau B montre que les paramètres durée et distance mesurée augmentent relativement plus que chez les femelles et avec une rapidité supérieure. Les variations de la vitesse sont voisines. Les mâles conservent mieux leur vitesse de vol que les femelles mais la durée de vol et la distance mesurée diminuent davantage que chez celles-ci (tableau C).

Remarquons que la comparaison entre les deux sexes, pour ce qui est de la décroissance des paramètres, est approximative car, si chez les femelles, les pics d'activité sont nombreux et assez régulièrement répartis, leurs homologues chez les mâles sont peu nombreux et distribués différemment.

Il est bon de souligner une certaine simultanéité pour nos populations dans la période à laquelle est atteint le premier maximum et dans la diminution générale des quantités de vol des femelles et des mâles.

C — *Comparaison des catégories G 2 et G 3 à la catégorie G 1.*

Nous l'avons déjà souligné, les maxima atteints par les courbes des paramètres caractérisant le vol pour les catégories

G 2 et G 3 sont moins élevés que ceux décrits pour la catégorie G 1 et sont atteints moins rapidement (tableau B). En revanche, l'activité se maintient à un niveau plus élevé et plus longuement, sauf pour les femelles G 3 (tableau C). La segmentation des courbes de quantité de vol au cours du vieillissement est réalisée chez les femelles pour les trois catégories en synchronisme avec la ponte (graphiques 1, 2 et 3). Chez les mâles G 2 et G 3 la segmentation des courbes existe aussi et se manifeste sous la forme d'ondulations nettement individualisées (graphiques 4, 5 et 6).

a) Catégorie G 2.

L'activité de vol de type continu est un peu moins précoce mais garde une valeur importante, sensiblement identique chez les deux sexes jusqu'au 19e jour environ. Ce type de vol se retrouve au cours de la première interponte et souvent au cours de la deuxième. Il se retrouve aussi chez les mâles au cours du deuxième pic d'activité (graphiques 2 et 5).

Les trois paramètres croissent proportionnellement davantage chez les mâles et légèrement plus vite que chez les femelles (tableau B). Ils décroissent un peu moins et moins vite que chez les femelles (tableau C).

Les interpontes des femelles sont plus allongées. Les dépôts d'oothèques ont lieu les 22,1, 27,4, 32,9, 37,8 et 43,1 jours. Chez les mâles les pics d'activité s'établissent aux environs des 17, 30, 43 jours...

Remarquons que les différences entre les catégories G 1 et G 2 restent relativement minimes vis-à-vis des ressemblances. Nous insisterons ultérieurement sur leur valeur mais il nous semble dès maintenant possible de traiter, dans la plupart des cas, ces deux catégories comme une seule grande catégorie vis-à-vis des interférences entre vol et métabolisme de l'insecte.

b) Catégorie G 3.

Les vols discontinus sont pratiquement les seuls à se manifester (graphiques 3 et 6). Le plus souvent le « vol d'entrée » et le « vol principal » se distinguent tout au long de la vie.

La croissance de l'importance quantitative des vols est relativement faible et s'opère lentement, par paliers successifs (tableau B), ce qui, joint à la faible va-

Tableau B

Etude comparée des coëfficients de croissance *(1)* et de la vitesse moyenne de variation *(2)* des paramètres du jour 6 au jour du premier maximum d'activité de vol

Catégories		Durée (en minutes)					Vitesse (en cm/sec.)				Distance mesurée (en kilomètres)			
		Am	J6	Jm	Cc	Vc	J6	Jm	Cc	Vc	J6	Jm	Cc	Vc
♀	G1	16	22,8	100,2	4,4	0,43	150	192	1,3	0,13	2,25	12,45	5,5	0,55
	G2	17,8	19,1	78	4	0,34	144	186	1,3	0,10	1,67	8,75	5,2	0,44
	G3	27,2	14,9	48,8	3,3	0,15	146	165	1,1	0,05	1,10	5,02	4,5	0,21
♂	G1	16,9	18	96,2	5,3	0,49	141	187	1,3	0,12	1,41	10,95	7,8	0,71
	G2	17	17,2	76,3	4,4	0,40	140	184	1,3	0,12	1,18	8,69	7,3	0,66
	G3	31,8	11,9	46	3,9	0,15	135	162	1,2	0,04	0,76	4,67	6,1	0,24

(1) Le coefficient de croissance est donné par le quotient de la valeur absolue (Jm) par la valeur absolue (J6).

La vitesse moyenne de variation (Vc) est exprimée par le quotient du coefficient de croissance (Cc) par le temps séparant le jour (6) du jour (M) Am - Age des criquets au jour du premier maximum d'activité de vol.

Tableau C

Etude comparée des coëfficients de décroissance *(1)* et de la vitesse moyenne de variation *(2)* des paramètres du jour du premier maximum d'activité de vol au maximum le plus proche du quarantième jour.

Catégories		Durée (en minutes)				Vitesse (en cm/sec.)			Distance mesurée (en kilomètres)		
		A40	J40	Cd	Vc	J40	Cd	Vc	J40	Cd	Vc
♀	G1	39,5	36	2,8	0,12	133	1,44	0,06	32	3,9	0,17
	G2	40,7	40	1,9	0,08	135	1,37	0,06	33	2,7	0,12
	G3	38,3	30	1,6	0,15	138	1,19	0,10	28	1,8	0,16
♂	G1	42,8	29	3,3	0,13	132	1,4	0,01	22	4,9	0,19
	G2	42,8	48	1,6	0,06	150	1,2	0,05	40	2,2	0,09
	G3	45,8	31	1,5	0,11	134	1,2	0,08	23	2	0,14

(1) Le coefficient de décroissance (Cd) est donné par le quotient de la valeur absolue (Jm) par la valeur absolue (J 40).

(2) La vitesse moyenne de variation (Vc) est exprimée par le quotient du coefficient de décroissance par le temps séparant le jour (M) du jour (40)

A-40 — Age des criquets au jour du maximum d'activité de vol le plus proche du 40e jour.

leur des maxima, donne aux courbes un aspect plat. Les deux premiers paliers d'activité sont atteints à peu près simultanément chez les deux sexes, mais la tendance au vol maximum des mâles s'affirme après celle des femelles.

Comme dans les autres catégories, les paramètres de vol chez les mâles croissent proportionnellement davantage que ceux caractérisant les femelles (tableau B).

L'activité maximum intervenant tardivement, il est difficile de comparer avec précision les vitesses de décroissance chez les deux sexes et avec les autres catégories. Disons simplement que l'activité est très nettement diminuée vers le 40e jour mais que cette diminution intervient relativement moins vite chez les mâles (tableau C).

Chez les femelles, après une première ponte assez tardive, l'allongement des interpontes (par rapport aux femelles G 1) est plus marqué que celui caractérisant les femelles G 2. Les dépôts d'oothéques sont opérés les 23,9, 29,7, 35,5 et 41,5 jours.

Chez les mâles les pics d'activité s'établissent aux 11, 20 et 32e jours.

— En résumé les tableaux B et C montrent que pour les deux sexes les trois paramètres permettant de caractériser la tendance au vol croissent puis décroissent globalement davantage en première catégorie et plus en deuxième qu'en troisième.

A catégories correspondantes les paramètres durée de vol et distance mesurée augmentent relativement plus chez les mâles mais, diminuent dans des proportions voisines chez les deux sexes.

Les trois paramètres : durée de vol, vitesse de déplacement et distance mesurée, varient d'autant plus rapidement chez les deux sexes que ceux-ci se trouvent en troisième ou en seconde et surtout en première catégorie. A catégories correspondantes ces paramètres croissent à des vitesses souvent supérieures chez les mâles mais ils décroissent au contraire souvent moins vite chez ceux-ci que chez les femelles.

Remarquons que les différences entre les criquets G 3 et ceux des groupes G 1

et G 2 sont importantes et bien plus grandes qu'entre les criquets G 1 et G 2 (tableaux B et C).

Connaissant bien le devenir individuel de chacun de nos insectes, nous tenterons de profiter de ces caractères pour une analyse plus approfondie des phénomènes physiologiques sous-jacents.

Discussion

Il peut sembler téméraire d'étudier le vol des criquets au laboratoire. On peut en effet penser que les criquets d'élevage ont des possibilités trop différentes de celles que peuvent montrer leurs congénères dans la nature. Mis en cage, le criquet a, certes, subi, au travers des générations, des transformations qui ont partiellement modifié certaines de ses caractéristiques mais sans les supprimer (Norris 1952, Albrecht 1962, Papillon 1967). Mais n'oublions pas qu'on surestime encore trop souvent les possibilités réelles des criquets grégaires dans la nature ; on les croit capables de migrations permanentes et lointaines. Ceci est dû essentiellement aux séquelles de publications anciennes. Les observateurs d'alors étaient peu nombreux et ne pouvaient apprécier, du niveau du sol, que très fragmentairement le comportement d'essaims s'étendant sur plusieurs dizaines et même centaines de kilomètres carrés (Rainey, 1967).

Des observations récentes, faites en vision directe le jour et au radar la nuit à bord d'avions, et une étude comparée précise des facteurs météorologiques et du déplacement des essaims pendant une vingtaine d'années ont permis de préciser le rôle de la turbulence atmosphérique et celui des criquets eux-mêmes. Rainey et Waloff (1951) ; Rainey, Waloff et Burnett (1957) ; Rainey (1955, 1958, 1962, 1963, 1967) ; Rungs (1962) ; Waloff (1962).

Ces auteurs, entre autres, ont établi que les grands déplacements d'essaims, si spectaculaires, sont toujours dus à l'action du vent. Les courants thermiques ascendants élèvent les criquets et leur permettent de planer sur de longues distances. Ces courants affectent la forme même des grands essaims : cumuliformes au cours de la journée à cause des courants de convection importants par temps ensoleillé, ils deviennent stratiformes le soir quand le sol se refroidit, les courants de convection portant moins haut les criquets.

Les criquets ont des ailes de planeurs et ont été souvent observés planant à des vitesses de l'ordre de 1 m/s en palier et en descente.

Certains de nos criquets sont capables, dans nos conditions de laboratoire, de voler activement pendant des durées atteignant 23 heures, ce qui doit être assez exceptionnel, même dans la nature, à cause de la chute vespérale de la température, de la disparition des courants qui en dépendent et du besoin de nourriture (Waloff 1946).

En fait l'activité courante des essaims par temps calme est toute différente : souvent les deux-tiers seulement des criquets sont en l'air et nombreux sont parmi eux (Gunn, Perry et Al 1948 ; Waloff et Rainey 1951 ; Rainey et Waloff 1951 ; Rainey 1962 ; Waloff 1953, 1958, 1962) ceux qui volent passivement avec le vent sauf en bordure d'essaim (Edge effect). Waloff (1958, 1962).

Les essaims peuvent rester stationnaires pendant des semaines ou se déplacer à des vitesses très faibles en rouleau (Gunn et Al 1948 ; Kennedy 1951 ; Rainey 1962, 1963 ; Waloff 1962). On y note l'atterrissage fréquent des individus qui peu-

vent se nourrir entre les envolées (Gunn in Weis Fogh 1952).

Il est certain cependant que la tendance au vol et les possibilités des criquets sont en valeur absolue supérieures dans la nature et ceci est accentué par le fait que les criquets y volent davantage (entraînement musculaire) en groupe et qu'ils bénéficient du rôle porteur du vent. Au laboratoire le rôle porteur du vent et son rôle stimulant sur les sensilles sont supprimés et nous sommes obligés, de par le but cherché — la tendance individuelle au vol, conditionnée par le seul état métabolique et neuroendocrinien en fonction du sexe et de l'âge — d'isoler les animaux suspendus, ce qui :

— Elimine tout interstimuli possible (ouïe - vision) ;

— Augmente certainement le nombre des représentants des catégories G 3 et G 4 ;

— Réduit les performances des trois premières catégories.

Quoi qu'il en soit nous ne cherchons pas à connaître, comme Weis-Fogh (1952), les capacités musculaires et énergétiques de vol des criquets mais seulement l'évolution de leur tendance au vol dans les conditions données en fonction seulement de l'état interne.

Dans la nature les conditions écologiques font que les œufs résistants ont le plus de chances d'éclore. Ce sont ensuite les larves les plus endurantes qui, après les déplacements journaliers, forment les bandes néonates. Les imagos sont donc déjà dans une certaine mesure présélectionnés dans la phase grégaire.

Malgré cela, les catégories que nous avons arbitrairement faites dans nos criquets existent en quelque sorte dans la nature chez les solitaires (Waloff 1962, 1963 ; Roffey 1963) comme chez les grégaires (animaux plus ou moins réactifs aux stimuli et plus ou moins endurants).

Aux yeux de l'observateur il semble souvent que les individus d'un essaim ont les mêmes possibilités de vol : cela peut être vrai pour tel essaim à tel moment, mais le passé de chaque individu est très difficile à connaître dans les conditions naturelles étant donné les multiples brassages que peuvent subir les essaims en vol ou au sol au cours des nombreuses journées de migration (Kennedy 1951 ; Rainey 1963 ; Roffey 1963 ; Waloff 1963).

Or, c'est ce passé qui conditionne en grande partie l'aptitude au vol. On trouve souvent ensemble des criquets jaunes et des criquets encore roses. Il existe même dans les essaims de criquets grégaires une certaine proportion d'individus ayant une morphologie de transiens et même de solitaires et inversement des individus grégaires et transiens dans des régions à solitaires (Kennedy 1939 ; Rainey 1963 ; Waloff 1963).

Les observateurs de terrain s'accordent d'ailleurs à dire qu'il n'existe pratiquement pas d'essaims homogènes de ce point de vue.

Dans un essaim, même considéré comme homogène, peuvent coexister différents types de criquets. Tous les criquets ne partent pas ensemble des mêmes plages ensoleillées, signale Haskell (1957). Certains criquets ne s'envolent pas avec l'essaim ou disparaissent en route (Rainey, Waloff et Burnett 1957 ; Rainey 1962) d'autres arrivent à destination mais ne survivent pas aux efforts accomplis (Waloff 1963).

On ne doit pas oublier qu'il existe une sorte de sélection au cours des grands déplacements des essaims. D'autre part, dans la nature, l'action des facteurs climatiques et écologiques ne s'exercent pas toujours au bénéfice des meilleurs et des plus résistants. Il arrive que tous les criquets d'un essaim où la sélection a déjà opéré périssent (sécheresse, inondation,

vols sur la mer ou en région désertique) et que de jeunes essaims subsistent entièrement après s'être posés dans des régions très verdoyantes qui les fixent (KENNEDY 1939 ; RAINEY, WALOFF et BURNETT 1957 ; RAINEY 1962).

Toutes ces modalités compliquent le problème à l'extrême. Elles justifient les précautions que nous avons prises en cherchant au maximum à réaliser des conditions stables et définies dans notre élevage.

Au laboratoire nous éliminons les débuts et les fins de ponte ; à la mue imaginale nous éliminons aussi les premiers et les derniers adultes qui apparaissent.

Nous n'utilisons sur nos manèges que des individus morphologiquement parfaits et de poids standard mais nous ne sélectionnons pas les meilleurs voiliers ; les groupes de vol sont formés à partir d'un seul test (réaction à la perte de contact tarsien et au jet d'air sur les sensilles frontales) qui permet seulement de vérifier le bon fonctionnement des ailes. Nous jugeons en effet préférable d'avoir un échantillonnage le plus complet possible des diverses tendances au vol : des plus fortes aux plus faibles. Les différences quantitatives et qualitatives des comportements locomoteurs devant nous permettre, en les comparant et en effectuant des expériences complémentaires, de connaître le déterminisme de la tendance à voler des criquets.

Il nous faut souligner maintenant que si les vols diurnes de grégaires sont très communs dans la nature, les vols diurnes de solitaires sont extrêmement rares et très limités (RAO 1937 ; KENNEDY 1939 ; ROFFEY 1963 ; WALOFF 1963).

Au contraire, les vols nocturnes de solitaires se rencontrent assez fréquemment (MAXWELL-DARLING 1936 ; RAO 1937, 1942 ; KENNEDY 1939 ; VOLKONSKY 1939, 1942 ; GRAHAM 1948 (in ROFFEY 1963) ; RAINEY et ASHALL 1953 ; ROFFEY 1963 ; WALOFF 1963) ; les déplacements nocturnes de grégaires sont également connus depuis longtemps (LÉPINEY 1928 ; UVAROV 1928 ; RÉGNIER 1931 ; PREDTECHENSKY 1935 ; KENNEDY 1951 ; WALOFF 1962 ; ALBRECHT 1967). Ils n'ont vraiment été étudiés par nuit noire que depuis peu, grâce à des méthodes spéciales, tel l'emploi du radar (RAINEY 1955, 1967).

Comme nous souhaitons comparer les capacités des individus en fonction de la phase, nous avons choisi de suspendre nos criquets dans l'obscurité puisque c'est seulement la nuit que l'on rencontre à la fois des vols de solitaires et de grégaires sur le terrain.

Cette décision nous a conduit de plus à suspendre les criquets au manège après passage dans une cage obscure afin de supprimer tout changement brutal d'intensité lumineuse qui pourrait modifier partiellement l'expression du comportement cherché (LÉPINEY 1928 ; KENNEDY 1939 ; VOLKONSKY 1939).

Toutes ces précautions préliminaires ayant été réunies, nous pouvons mesurer une activité de vol (durée, vitesse, distance mesurée, distribution de divers paramètres au cours de la suspension), qui caractérise ce que nous nommons une « tendance au vol ». C'est en définitive la résultante complexe de tout ce passé de l'animal et des possibilités présentes de l'expression d'une activité locomotrice. Nos conditions d'élevage, de pré-traitement et de vol ayant été définies une fois pour toutes et restant inchangées, il nous semble possible de prendre l'expression motrice de cette tendance comme référence pour les expériences ultérieures, au cours desquelles nous ferons varier divers facteurs.

Les catégories que nous définissons par nos mesures dans les populations de cri-

quets se sèparent plus ou moins nettement au niveau de la tendance au vol et nous serviront ultérieurement comme bases de références.

Selon KENNEDY (1961) la migration est une fonction biologique de l'espèce en ce qu'elle multiplie les points de ponte dans les meilleurs endroits.

En fait, chez les criquets au moins, les femelles pondent dans des endroits qui ne sont pas toujours favorables au développement des larves, mais la migration a aussi une fonction biologique au niveau même de l'individu en accélérant la maturation ovarienne. Ainsi, dans les cages de pré-traitement, les témoins pondent vers le vingt-quatrième jour alors que les animaux d'expérience, qui volent de façon limitée selon notre protocole, pondent plus tôt, d'autant plus tôt et avec des interpontes d'autant plus courtes qu'ils volent davantage, ce qui est en accord avec les travaux de HIGHNAM et HASKELL (1964). L'activité de vol contribue ainsi vraisemblablement à condenser la période pendant laquelle les femelles peuvent pondre.

Ces deux fonctions se complètent peut-être en ce sens que les femelles pondent le maximum d'œufs dans les meilleurs délais.

Il en résulte que si le lieu de ponte est bien verdoyant, au moment de l'éclosion surtout, les larves se développeront convenablement, si, au contraire, les conditions de nourriture sont défavorables, le groupement des pontes permettra aux larves écloses en premier de se développer en dévorant les larves qui éclosent ensuite. Ceci permettrait au premier stade particulièrement fragile de limiter les pertes d'eaux en accroissant le taux d'amino acides de leur milieu intérieur (ELLIS 1966).

En fait, il conviendrait de connaître l'effet exact de l'accélération du processus de ponte sur la fécondité totale et la viabilité des œufs par comparaison entre des animaux qui volent et d'autres qui ne volent pas. Il conviendrait aussi d'étudier la météorologie synoptique afin d'essayer de déterminer si la condensation de la période de ponte est utile à l'espèce.

Les courbes caractérisant l'évolution de la tendance au vol chez les criquets pèlerins présentent une succession de périodes alternativement de faible et de forte activité, diminuant peu à peu avec le vieillissement. Tout comportement résulte d'un syndrome physiologique. Cette succession de périodes indique donc qu'il existe chez les criquets un état physiologique fluctuant de façon plus ou moins régulière.

Selon la loi commune à tous les enchaînements, une période prépare la suivante, c'est-à-dire qu'un état physiologique et le comportement qu'il engendre permettent à l'état suivant de s'instaurer ainsi que son expression comportementale.

Les fluctuations ne dépendent nullement ici de la quantité des réserves énergétiques car les animaux volent relativement trop peu pour que ce paramètre puisse intervenir, les dissections le prouvent. Cet état est donc de nature neuroendocrinienne.

— Les courbes présentées ici montrent que le jeune adulte mâle se modifie progressivement au cours du vieillissement et devient très différent de ce qu'il était pendant les tout premiers jours qui suivent la mue imaginale. Les différences entre les catégories montrent bien que ce ne sont pas seulement le développement des muscles alaires, le durcissement de la cuticule et l'augmentation de la quantité de réserves qui induisent les criquets à voler mais bien l'apparition d'un état neuro-endocrinien et métabolique particulier comme il en est d'ailleurs chez de nombreux insectes migrateurs (JOHNSON 1966).

Le nouvel état physiologique atteint persiste un certain temps, puis évolue, tandis que la tendance au vol décline, puis le système neuroendocrinien revient plus ou moins à son état précédent tandis que la tendance au vol reprend. Il en est ainsi un nombre de fois variable avec les individus. L'amplitude de ces changements diminue avec le vieillissement et ceux-ci viennent à disparaître : les criquets ne volent plus.

En première partie et en deuxième catégorie, l'état physiologique qui engendre la tendance maximum au vol est atteinte avant l'époque de la première ponte des femelles des catégories correspondantes. En troisième catégorie elle est souvent atteinte après. L'état interne qui engendre la tendance au vol est moins précoce chez les mâles. Les insectes de catégorie G 3 ont une viabilité comparable à celle des autres catégories et ne semblent donc pas, a priori, être de moins bonne constitution. L'état interne qui diminue la tendance au vol dure de plus en plus longtemps et est de plus en plus inhibant au cours du vieillissement.

Chez les mâles, la comparaison des diverses catégories montre que plus les criquets ont un comportement de type grégaire par le taux de mobilité relative, plus cet état est atteint rapidement et durablement.

— Chez les femelles, l'aspect fluctuant du fonctionnement du système neuroendocrinien et métabolique est masqué par l'action de la fonction ovarienne qui abaisse régulièrement, à l'époque de chaque ponte, la tendance au vol.

Dans la nature, les vols ont aussi tendance à devenir plus courts et locaux (Popov 1954, 1958), mais les performances sont soumises aux turbulences atmosphériques qui en rendent très difficile l'appréciation. Sans l'étude parallèle sur les mâles, on pourrait penser que seule la fonction ovarienne intervient. Or, il n'en est vraisemblablement rien ; les fluctuations de la tendance au vol sont soumises à l'intéraction du système neuroendocrinien et de la fonction ovarienne. Il apparaît ici que la diminution de l'activité de vol est imposée par cette dernière. Cela a peut-être pour conséquence dans la nature d'empêcher un abaissement trop important du potentiel de mobilité et de réduire la concurrence possible entre la vitellogenèse et l'activité de vol au sujet des réserves, ce qui contribue à assurer la pérennité de l'espèce.

— Si l'on suspend pour la première fois un criquet non plus à l'âge adulte de six jours, mais à vingt, quarante jours* ou davantage, il est d'emblée capable d'une grande activité de vol. Dans certaines limites, plus le criquet suspendu dans ces conditions est âgé, plus sa tendance au vol est supérieure à celle qu'il aurait eue au même âge s'il avait été suspendu régulièrement dès le sixième jour. Le schéma de succession de périodes d'activités de vol demeure (Michel, 1964, 1965). Ceci implique que partiellement du moins, l'activité de vol fait évoluer en retour l'état interne du criquet de sorte que celui-ci inhibe progressivement la tendance au vol. Les possibilités du criquet déclinent cependant à partir d'un certain âge et le nombre et l'ampleur de ces périodes d'activité de vol diminuent jusqu'à disparaître.

Tout se passe comme si l'état interne du criquet évoluait après la mue imaginale en augmentant sa capacité d'engendrer le vol jusqu'à un certain niveau, puis demeurait stable jusqu'à un âge au-delà duquel cette capacité diminuait avec le vieillissement de l'organisme.

(*) La tendance au vol s'exprime pourtant moins à cet âge que chez les insectes plus jeunes, encore brun rouge (les Fullmigrants de Kennedy (1951), qui ont spontanément et continuellement de courtes envolées dans les cages d'élevage.

Certains criquets suspendus à l'âge de trente ou quarante jours et plus, peuvent attendre jusqu'à trente jours encore pour, après n'avoir tout d'abord qu'une faible activité de vol, voler une ou plusieurs fois jusqu'à dix heures de suite si on ne limite pas la durée de la suspension. D'autres. suspendus tous les jours, deux heures au plus, ne volent pratiquement qu'une fois sur deux ou bien volent régulièrement très peu, en période d'activité. Ces types de criquets appartiennent à la catégorie G 4.

Bien que l'évolution générale de la tendance au vol soit comparable au cours du vieillissement chez les deux sexes, les fluctuations de cette tendance ne varient pas de manière synchrone après qu'elle ait atteint son premier maximum même à catégories correspondantes. Ceci peut être dû, en partie au moins, à l'intervention du facteur ovarien.

Dans la nature, les déplacements ne sont pas toujours simultanés chez les mâles et chez les femelles. KENNEDY (1951) signale ainsi, qu'une nuit, la moitié des mâles partirent tandis que les femelles pondaient ou ne faisaient rien. La répartition des criquets par catégories fait apparaître que les mâles ont une tendance au vol inférieure à celle des femelles.

Les animaux qui expriment le mieux la tendance fondamentale de l'espèce sont peut-être ceux de la troisième catégorie puisqu'ils s'éloignent par leur comportement de vol du type grégaire. La tendance maximum au vol des mâles s'exprime plus tardivement que chez les femelles. Le groupement des criquets peut avoir entre autre effet de masquer des différences liées au sexe dans la tendance fondamentale au vol de l'individu.

Des expériences ultérieures, menées avec des criquets élevés dans les mêmes conditions, et une étude parallèle, faite avec des criquets élevés isolément au cours de plusieurs générations, donneront peut-être des éclaircissements à ce sujet.

Remerciements — Nous sommes heureux de remercier ici le docteur P.-T. Haskell, directeur de l'Anti locust Research Centre de Londres, des conseils qu'il a bien voulu nous donner lors de la rédaction de cette publication.

Bibliographie

ALBRECHT (F.O.), 1965. — Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Biol. Fr. et Belg. 993*, p. 287-339. — 1967. — Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrateurs. Masson et Cie, éditeurs, Paris.

ALBRECHT (F.O.) et CASSIER (P.), 1965. — Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) Phase grégaire. *C. R. Acad. Sc. Paris 260*, p. 6449-6451.

BOISTEL (J.), 1960. — Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des insectes. Thèse, Paris 1957.

CASSIER (P.), 1965 a. — Interactions des effets du groupement et d'un facteur saisonnier chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Soc. Zool. Fr. 90-1*, p. 39-51. — 1965 c. — Comparaisons de l'intensité des effets du groupement dans les générations de juin et de décembre du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *C. R. Acad. Sc. Paris 260*, p. 3480-3482. — 1966 a. — Variabilité des effets du groupement (effets immédiats et transmis chez *Locusta migratoria migratorioides*). (R. et F.). I. Déterminisme des variations saisonnières : rôles de la photopériode et de la température. *Bull. Biol. Fr. et Belg.* C 1, p. 135-179. — 1968. — Détermination de la période photosensible chez le criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) Phase grégaire. *Ins. Soc. XV* 1, p. 3-30.

CHAUVIN (R.), 1941. — Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. *An. Soc. Ent. Fr.* Vol. CX.

DIRSH de (V.M.), 1953. — Morphometrical studies on phases of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Anti Locust Bull. n° 16*, 34 p.

ELLIS (P.), 1966. — Some thoughts on the selective advantages of certain locust behaviour patterns. *Anim. Behav. 14*, 1.

ELLIS (P.E.) et HOYLE (G.), 1954. — A physiological interpretation of the marching of hoppers of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides*). *J. Exp. Biol. 31*, p. 271-279.

FAURE (J.C.), 1932. — The phases of locusts in south Africa. *Bull. Ent. Res., 23*, p. 293-405.

GUNN (D.L.), PERRY (F.C.) et AL, 1948. — Behaviour of the Desert Locust in Kenya in relation to aircraft spraying. *Anti Locust Bull. n° 3.*

GUTHRIE (D.M.), 1966. — The function and fine structure of the cephalic airflow receptor in *Schistocerca gregaria. J. Cell. Sc. 1*, p. 463-470.

HASKELL (P.T.), 1957. — The influence of flight noise on behaviour in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *J. Ins. Physiol, 1*, p. 52-75. — 1959 b. — Physiology of some sensitive receptors of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria*). *15th Int. Congr. Zool. London* 1958, p. 960-1. — 1960. — The sensory equipment of the migratory locust. *Symp. Zool. Soc. London, n° 3*, p. 1-23.

HIGHNAM (K.C.) et HASKELL (P.T.), 1964. — The endocrine systems of isolated and crowded *locusta* and *Schistocerca* in relation to oöcyte growth and the effects of flying upon maturation. *J. Ins. Physiol., 10*, p. 849-864.

HOYLE (G.), 1954. — Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) during food deprivation and the effects on neuromuscular activity. *J. Exp. Biol., 31*, p. 260. — 1962 b. — Neural mechanism in insect behaviour. *Yearb. Roy. Soc. London, 66*, p. 263.

JOHNSON (C.G.), 1966. — A functional system of adaptative dispersal by flight. *An. Rev. Ent., 11*, 233-60.

KENNEDY (J.S.), 1939. — The behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) (Orthopt) in an outbreak centre. *Trans. R. Ent. Soc. London, 89*, p. 385-542. — 1951. — The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). I. The behaviour of swarms. II. A theory of long range migrations. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 625, vol. *235*, p. 163-290. — 1961. — A turning point in the study of insect migration. *Nature, 189*, 785-91.

LEPINEY (J.) de, 1928. — Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* (Forsk) au cours des vols. *Rev. Path. Veg. et Ent. Agr.* mars 1928.

LOHER (W.), 1960. — The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the Desert Locust. *Proc. Roy. Soc. B*, vol. *153*, p. 380-397.

MAXWELL-DARLING (R.C.), 1936. — The outbreak centres of *Schistocerca gregaria* (Forsk) on the Red Sea coast of the Sudan. *Bull. Ent. Res. London 27*, p. 37-66.

MICHEL (R.), 1960. — Non publié. — 1962. — Contribution à l'étude du vol des criquets. *Bull. Soc. Sc. Bretagne, 37*, n° 1-2. — 1962. — Contribution à l'étude du vol des criquets : Réalisation de nouveaux moyens de recherche. *Bull. Soc. Sc. Bretagne, 37*, n° 3-4. — 1964. — Observations résultant de l'enregistrement individuel de l'activité de vol chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *C. R. Acad. Sc. Paris, 258*, p. 5271-5273 G 12. — 1965. — Non publié.

NORRIS (M.J.), 1952. — Reproduction in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in relation to density and phase. Anti locust Bull. 13. — 1954. — Sexual maturation in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) with special reference to the effects of grouping. Anti locust Bull. n° 18. — 1957. — Factors affecting the rate of sexual maturation of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in the laboratory. Anti locust Bull., n° 28. — 1958. — Influence of photoperiod on imaginal diapause in Acrididś. Nature London, 181, p. 58. — 1961. — Group effects on feeding in adult males of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in relation to sexual maturation. *Bull. Ent. Res., 51*, 4. — 1964. — Environmental control of sexual maturation in insects. IIIth Symp. R. Ent. Soc. London 1963, p. 56-65. — 1964. — Accelerating and inhibiting effects of crowding on sexual maturation in two species of locusts. Nature vol. *203*, n° 4946, p. 784-785.

PAPILLON (M.), 1960. — Etude préliminaire de la répercussion du groupement des parents sur les larves nouveau-nées de *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Bull. Biol. Fr. et Belg.* XCIII, 2, p. 203-263. — 1962. — Interactions du groupement, de l'alimentation et d'un facteur saisonnier sur *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Coll. Int. C.N.R.S.*, n° 114, p. 2-4. — 1965. — Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *Schistocerca gregaria* (Forsk). *C. R. Acad. Sc. Paris, 260*, p. 6446-6448. — 1967. — Facteurs écologiques et phases chez le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). Thèse Paris.

POPOV (G.), 1954. — Notes on the behaviour of swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) during oviposition in Iran. *Trans Roy. Ent. Soc. Lond., 105*, p. 65-77. — 1958. — Note on frequency and the rate of oviposition in swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria*). *Ent. Monthly Mag., 94*, 179-80. Ecological studies on oviposition by swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria Forsk*) in eastern Africa. *Anti locust Bull.*, n° 31.

PREDTCHENSKY (S.A.), 1935. — The annual cycle of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk), its migration and periodicity in Persia and adjacent countries of tropical and subtro-

pical Asia. (En russe avec résumé en anglais). *Bull. Pl. Prot. Leningrad,* (ent.), n° 12.

RAINEY (R.C.), 1955. — Observation of the Desert Locust swarms by radar. Nature London, *175*, 77. — 1958. — Some observations on flying locusts and atmospheric turbulence in eastern Africa. *Quat. Journ. Roy. Met. Soc., 84,* n° 362. — 1962. — Some effects of environmental factors on movements and phase change of locust population in the field. *Coll. Int. C.N.R.S.,* Paris 1962. — 1963. — Meteorology and the migration of the Desert Locust. W.M.O. 138 TP 64 Anti locust memoir, n° 7, p. 1-115. Applications of synoptic meteorology to problems of locust control : some recent findings Trop. Met. in Africa. — 1967. — Radar observation of locust swarms. *Science, 157,* n° 3784, p. 98-99.

RAINEY (R.C. et ASHALL (C.), 1953. — Note on the behaviour of the desert Locust in a light beam. *Brit. J. Anim. Behav. Huntingdon, 1,* p. 136-138.

RAINEY (R.C.) et WALOFF (Z.), 1951. — Flying locusts and convection currents. Anti locust Bull., n° 9.

RAINEY (R.C.), WALOFF (Z.), BURNETT (G.F.), 1957. — The behaviour of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata Serville*) in relation to the topography meteorology and vegetation of the Rukwa Rift Valley, Tanganyika. Anti locust Bull., n° 26.

RAO (Y.R.), 1937. — A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). 4th Int. Locust Conf. Cairo 1936. — 1942. — Some results of studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in India. *Bull. Ent. Res. London, 33,* p. 241-265.

REGNIER (P.R.), 1931. — Les invasions d'acridiens au Maroc de 1927 à 1931. *Direc. Gen. Afr. Def. Cult. Rabat,* n° 3.

ROEDER (K.D.), 1948. — The effect of the potassium and calcium on the nervous system of the cockroach *Periplaneta americana. J. Cell. Comp. Physiol., 31,* p. 327-338. — 1963. — Nerve cells and insect behaviour. *Harvard University Press. Cambridge, Massuchussets.*

ROFFEY (J.), 1963. — Observations on Night Flight in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (*Forsk*). Anti locust Bull., n° 39.

RUNGS (Ch. E.E.), 1962. — Quelques aspects peu connus du comportement du criquet pèlerin au Maroc. *Int. Congr. C.N.R.S.,* Paris 1962.

STOWER (W.J.), 1959. — The colour patterns of hoppers of the Desert Locust. *Schistocerca gregaria* (Forsk). Anti locust Bull., n° 32.

URAROV (B.P.), 1928. — Locusts and grasshoppers. A handbook for their study and control. *Imp. Bur. Ent.* 352 p.

VOLKONSKY (M.), 1939. — Sur la photo-akinèse des Acridiens. *Arch. Inst. Pasteur Alger, 17,* p. 194-220. — 1942. — Observations sur le comportement du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) dans le Sahara algéro-nigérien. *Arch. Inst. Pasteur Alger,* 20, p. 236-248.

WALOFF (Z.), 1946. — A long range migration of the Desert Locust from southern Marocco to Portugal, with an analysis of concurrent weather conditions. *Proc. R. Ent. Soc. London,* (A). *21,* p. 81-84. — 1953. — Flight in the Desert Locust in relation to humidity. *Bull. Ent. Res., 43,* p. 575-580. — 1958. — The behaviour of locusts in migrating swarms. *X^e Congr. Int. Ent. Montreal,* 1956, *2,* p. 567-569. — 1962. — Flight activity of different phases of the Desert Locust in relation to plague dynamic. *Int. Congr. C.N.R.S.* Paris 1962. — 1963. — Field studies on solitary and transiens Desert Locust in the Red. Sea area. Anti locust Bull., n° 40.

WALOFF (Z.) et RAINEY (R.C.), 1951. — Field studies on factors affecting the displacements of the Desert Locust swarms in Eastern Africa. Anti locust Bull., 9, p. 1-50.

WEIS-FOGH (T.). 1949. — An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. *Nature London, 164,* p. 873-874. — 1950. — An aerodynamic sense organ in locusts. *8th Int. Congr. Ent.* 1948, p. 584-588. — 1952. — Fat combustion and metabolic rate of flying locusts *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Phil Trans. B 237,* p. 1-36. — 1956. — Biology and physics of locusts flight. II. Flight performance of the Desert Locust. *Schistorcerca gregaria* (Forsk). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B 667,* p. 459-510. — 1964. — Lift and metabolic rate of flying locusts. *J. Exp. Biol., 41,* p. 257-271.

Le Directeur de la Publication : RAYMOND HENRY
Imprimerie « LES PRESSES » 45 - PITHIVIERS

note n° 3

C. R. Acad. Sc. Paris, t. 272, p. 1297-1300 (1er mars 1971) Série D

BIOLOGIE. — *Variations des capacités de réponse « vol continu » exprimées par le Criquet Pèlerin* Schistocerca gregaria *(Forsk) en fonction de l'âge du premier test.* Note (*) de M. **Raoul Michel,** transmise par M. Raymond-Alfred Poisson.

L'enregistrement au laboratoire de l'activité de vol de *Schistocerca gregaria* (F) montre que les vols continus (1) se répartissent en périodes au cours de la vie de l'animal. Dans certaines limites le vol continu a d'autant plus de chance de se manifester lors d'un premier test que le criquet est plus âgé. Le potentiel de vol semble susceptible d'une certaine accumulation. Les mâles sont moins nombreux à effectuer de longs vols que les femelles.

Matériel et méthode. — Des publications préliminaires [(3), (4)] ont précisé les modalités expérimentales et les résultats de nos recherches sur le vol du Criquet Pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). En complément, nous décrivons ici l'évolution des possibilités d'établissement d'une réponse « vol continu » pour des insectes des deux sexes élevés en groupes denses et suspendus pour la première fois aux manèges de vol à des âges différents après un test de contrôle du bon fonctionnement des ailes. Le dispositif employé (4) n'oblige pas le criquet à voler mais permet l'expression de sa tendance au vol. On répète ensuite la suspension tous les dix jours pour chacun des insectes étudiés (l'intervalle de dix jours environ est choisi pour éviter l'interférence entre la ponte et les autres facteurs de causalité quantitative du vol). Chaque criquet est suspendu à l'obscurité sur un manège individuel entraîné uniquement par son vol : les manèges (65 cm de rayon) sont chacun isolés dans une enceinte. L'animal est décroché du manège au bout d'une heure environ après cessation du vol. Les présentes expériences portent sur 400 criquets.

Pour simplifier, nous emploierons parfois le terme de vol mais il sera toujours synonyme de « vol continu ».

Résultats. — *Première suspension à l'âge de* 10 *jours.* — Aucun criquet ne vole.

Première suspension à l'âge de 20 *jours* (T 20). — Certaines femelles manifestent d'emblée un vol continu le 20e jour.

Une partie d'entre elles (17 %) présente un vol substantiel (12 h). Au test suivant, le vol est nettement moins long. Cette première période de vol est suivie 20 jours après d'une seconde période composée d'un vol de longue durée le 50e jour et d'un vol plus court le 60e jour. A l'âge de 80 jours, ces femelles ont volé en moyenne pendant 28 h.

D'autres femelles, plus nombreuses (26 %), présentent le 20e jour un vol d'une durée très inférieure à celle de leur homologue du lot précité (6 h). A la suspension au manège suivante, les individus volent pendant le même temps. Vingt jours après, la deuxième période de vol est elle aussi constituée de deux vols. Le premier a sensiblement la même durée que les précédents, le deuxième est plus court. Au 80e jour, ces animaux ont volé pendant 19 h 30.

Un petit nombre de femelles (6 %) n'expriment de vol continu qu'au 2e et au 3e test c'est-à-dire les 30e et 40e jours. Ces vols sont de courte durée et sont

suivis 30 jours après d'un vol isolé plus conséquent. Les femelles volent peu (12 h en 80 jours).

Un certain nombre de femelles (18 %) présentent au-delà du 40e jour et à des âges très variés lors de un à trois tests successifs un vol de durée variable parfois importante (18 h). Dans certains cas, le vol réapparaît 20 à 40 jours après.

D'autres femelles (9 %) ont une activité de vol très réduite consistant le plus souvent en un seul vol continu de courte durée (1 à 3 h). Enfin des femelles (24 %) n'expriment jamais de vol continu.

Les mâles présentent une distribution de l'activité de vol voisine de celle des femelles. Certains (14 %) ont une activité comparable à celle du premier lot décrit chez les femelles. D'autres (21 %) ont une répartition et des quantités de vol voisines de celles des femelles du deuxième lot. Enfin un petit nombre (9 %) ont des performances comparables à celles des femelles du troisième lot.

Au total, les vols des mâles sont respectivement un peu plus conséquents que ceux des femelles.

TABLEAU

		Premier test le 20e jour							
		Premier vol continu le 20e jour (*voir* texte)		Premier vol continu le 30e jour	Premier test le 40e jour (*voir* texte)		Vols tardifs	Vol court unique	Absence de vol continu
♀	%	17	26	6			18	9	24
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)	28	19,30	12			—	2,10	0
♂	%	14	21	9			14	13	29
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)	31	21,30	11			—	1,50	0
♀	%				19	35	14	13	19
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)				27	18,30	—	1,55	0
♂	%				20	26	19	11	24
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)				33	20		2,15	0

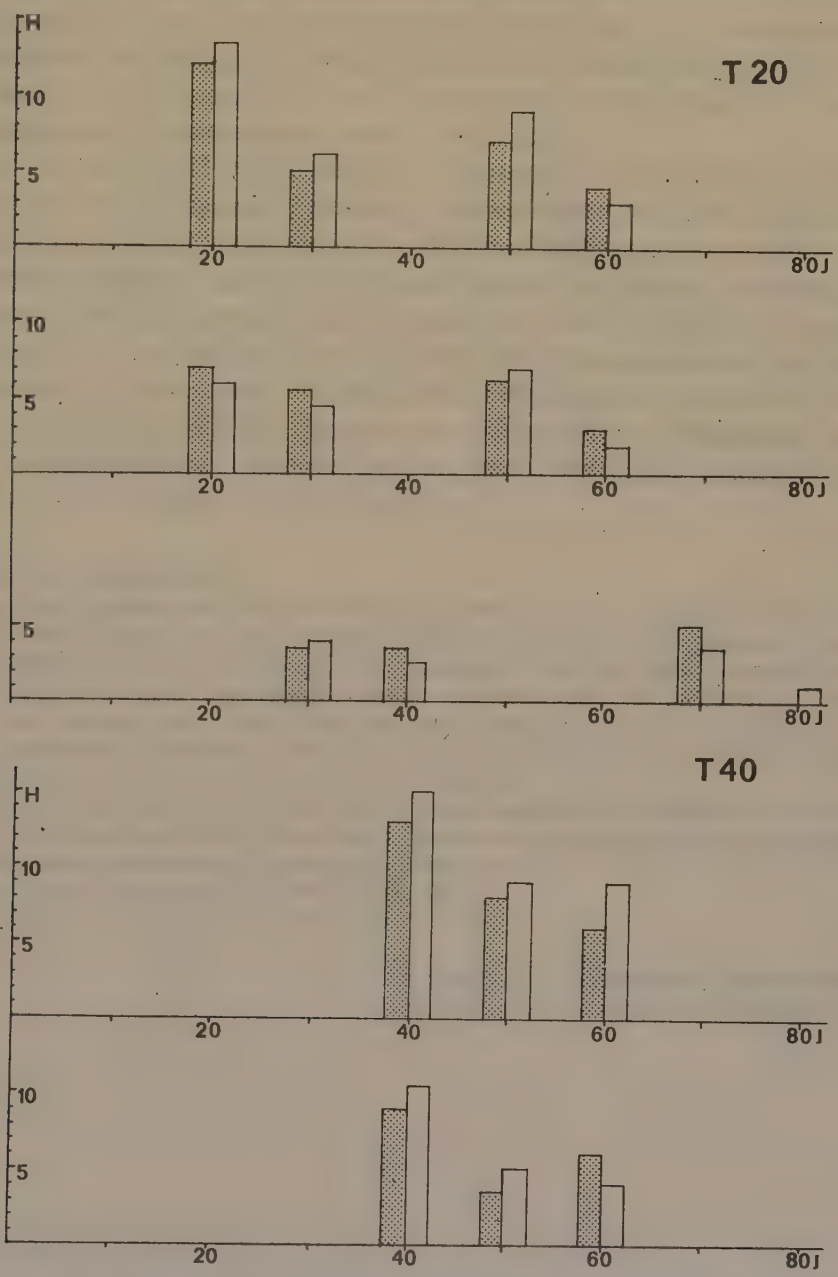
Première suspension à l'âge de 40 *jours* (T 40). — Lors du premier test, l'activité de vol est importante chez 19 % des femelles. Cette activité diminue progressivement au cours des deux suspensions aux manèges suivantes tout en restant substantielle. Ces femelles volent pendant 27 h au cours de ces trois tests.

Un plus grand nombre de femelles (35 %) ont un premier vol de longue durée suivi d'un vol court à la deuxième suspension. Au troisième test, la quantité d'activité augmente. Ces femelles volent pendant 18 h 30 lors de cette période de vol.

Un certain nombre de mâles (20 %) ont tout d'abord, eux aussi, un vol important suivi à chacun des deux tests suivants d'un vol moins long que le premier mais chacun de même durée. Ces criquets volent pendant 33 h au cours de cette période de vol.

D'autres mâles plus nombreux (26 %) ont un premier vol de longue durée suivi lors des deux tests suivants de vols de plus en plus courts. Ces individus volent pendant 20 h au cours de ces trois tests successifs.

Nous remarquerons que les pourcentages d'animaux volant tardivement, peu ou n'ayant pas de vol continu sont globalement voisins de leurs homologues du cas précédent. A « lot correspondant », les mâles volent aussi un peu plus longtemps



Variations des capacités de réponse « vol continu » en fonction de l'âge auquel débutent les tests. *En abscisse* figure l'âge des criquets (en jours) ; *En ordonnée* figurent les durées de vol continu (en heures) ; T 20, T 40 : premier test à l'âge de 20, 40 jours (*voir* texte). En pointillé : ♀ ; en blanc : ♂.

que les femelles bien qu'ils soient moins nombreux qu'elles à avoir des vols consistants.

Suspendus aux manèges pour la première fois à l'âge de 40 jours, des criquets peuvent en trois tests successifs, en 30 jours, voler aussi longtemps que des animaux testés pour la première fois le 20e jour. Mais chez ces derniers, l'activité de vol se répartit sur 50 jours et en deux périodes de vol successives.

CONCLUSION. — Les vols n'ont pas lieu au hasard dans la vie du criquet mais se répartissent en ce que nous appelons des « périodes de vol ». La durée de vol continu exprimée est toujours plus importante pendant la première période. La durée de vol décroît le plus souvent au cours d'une même période lorsque les tests sont assez espacés dans le temps comme dans le cas présent.

Dans les limites de l'expérience, le vol continu a d'autant plus de chance de se manifester lors d'un premier test que les criquets sont plus âgés. Tout se passe comme si la capacité de vol augmentait avec l'âge de façon plus ou moins rapide et en quantité variable suivant les individus. De plus, la quantité d'animaux aptes à voler sans arrêt et l'expression importante du vol continu lorsque la suspension est effectuée à 40 jours laisse à penser que ce potentiel est susceptible d'une certaine accumulation (2). Inversement, les possibilités d'expression quantitative du vol pendant la 2e période semblent dépendre des vols réalisés antérieurement par les criquets. Les pourcentages montrent que les mâles sont moins nombreux que les femelles à pouvoir exprimer un vol continu.

(*) Séance du 8 février 1971.

(1) Selon la terminologie que nous avons employée en 1969, le vol continu s'oppose à l'activité de vol entrecoupé d'arrêts. L'un ou l'autre se manifeste en fonction de l'intensité de la tendance au vol. Des criquets suspendus tous les deux jours pendant 2 h présentent des vols très courts (quelques dizaines de secondes à quelques minutes). Avec l'âge, le nombre et la durée de ces vols augmentent. Apparaissent ensuite des vols continus de plus en plus longs. Puis ceux-ci décroissent progressivement pour faire place à des vols fragmentaires. L'ensemble se répète plusieurs fois chez les mâles. Chez les femelles, les pontes ponctuent cette alternance de vols continus et de vols discontinus.

(2) Des expériences non citées ont montré que les criquets suspendus aux manèges pour une deuxième période de vol après un temps supérieur à la période d'inactivité qui suit normalement celle-ci sont capables de voler plus longtemps que ceux qui sont suspendus régulièrement.

(3) R. MICHEL, *Comptes rendus*, 258, 1964, p. 5271-5273.

(4) R. MICHEL, *Rev. Comp. An.*, 3, 1969, p. 46-65.

(*U.E.R. des Sciences du Comportement et de l'Environnement, Université de Rennes, 35-Rennes, Ille-et-Vilaine.*)

9. — Imp. JOUVE, 12, rue de Tournon, Paris (6e)
Imprimé en France

note n° 4

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN
DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR
L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

EXTRAIT

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL CHEZ LE CRIQUET PÈLERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK), ÉLEVÉ ISOLÉMENT PENDANT PLUSIEURS GÉNÉRATIONS

Par RAOUL MICHEL

(Laboratoire de psychophysiologie, Faculté des Sciences de Rennes.)

Volume XVII — N° 1 — 1970

MASSON & Cᵉ, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VIᵉ)

Insectes Sociaux, Paris.
Volume XVII, 1970, n° 1, pp. 21-38.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL CHEZ LE CRIQUET PÈLERIN *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK), ÉLEVÉ ISOLÉMENT PENDANT PLUSIEURS GÉNÉRATIONS

Par Raoul MICHEL
(Laboratoire de psychophysiologie, Faculté des Sciences de Rennes.)

SOMMAIRE

Summary 22

Résumé 22

Introduction 23

Matériel et méthode 24

Elevage 24

Protocole expérimental 24

Résultats 25

Généralités 25

Variations de la tendance au vol à l'obscurité 26

A. — Etude de la tendance au vol des criquets de la première génération d'isolement 26

1° Activité des femelles de la catégorie I 1 26

2° Comparaison des mâles de la catégorie I 1 aux femelles correspondantes 26

3° Comparaison des catégories I 2 et I 3 à la catégorie I 1 27

a) Catégorie I 2 27

b) Catégorie I 3 27

B. — Comparaison de la tendance au vol des animaux des générations F 1 et F 2 27

a) Catégorie I 1 27

b) Catégorie I 2 27

c) Catégorie I 3 27

Nous sommes heureux de remercier M. D. B. Carlisle, Dr P. E. Ellis et M. R. D. Mac Cuaig pour les suggestions qu'ils ont bien voulu nous faire lors de la rédaction de cette publication.

C. — Comparaison de la tendance au vol des criquets des générations F 5 et F 16 avec ceux des générations F 1 et F 2 28
a) Catégorie I 2 28
b) Catégorie I 3 28

Variations de la tendance au vol en lumière artificielle 28

Variations de la tendance au vol en lumière naturelle 29

Discussion 34

Références bibliographiques 37

SUMMARY

The flight tendency of locusts reared solitarily for several generations has been studied. Locusts were suspended for two hours every other day from individual roundabouts in isolated enclosures excluding all external stimuli; in darkness, artificial or natural light.

The results include all types of locust flights as the best flyers were not selected beforehand. Limited continuous flights only occur during the first generation of solitary locusts. Series of very short flights following one another in rapid succession can often be observed. These series of flights have been called « linked flights ». The most usual form of flight activity is a succession of flights each lasting from one to five minutes, separated by rest periods of about the same lenght.

Flight activity in light is very low compared with activity in darkness. Natural light inhibits flight much less than artificial light. Flight activity in light as well as in darkness varies according to the individual locust's flight tendency.

For both sexes, flight tendency increases to begin with during the first two weeks then becomes irregular or decreases, according to the individual or it's generation. This tendency then increases again and reaches a maximum generally coinciding with sexual maturity. Activity, for both sexes is formed of successive bursts varying in duration and importance. General flight tendency decreases in both sexes after the period corresponding to the first oviposition. Maximum activity is earlier in females than in males. The former possess a superior flight tendency. However there is a certain simultaneity between both sexes during the increase phase of general activity, and the decrease phase caused by ageing.

The effect of isolation reaches almost total inhibition as soon as the first generation. Females maintain their flight tendency better throughout all successive generations reared solitarily.

RÉSUMÉ

Nous avons étudié l'évolution de la tendance au vol de criquets élevés isolément au cours de plusieurs générations. Les vols ont eu lieu dans des enceintes isolées excluant tout stimulus externe à l'obscurité, à la lumière naturelle et à la lumière artificielle.

Des vols continus et limités ne s'observent qu'en première génération d'isolement. On observe souvent des séries de très courts vols se succédant

très vite. L'expression la plus courante de l'activité de vol est une succession de vols de quelques minutes séparés par des moments de repos de durée voisine. L'activité à la lumière est très faible, comparée à celle exprimée à l'obscurité. Elle varie, comme à l'obscurité, en fonction de la tendance au vol. Chez les deux sexes, celle-ci devient maximum le plus souvent avec la maturité sexuelle. L'activité est plus précoce chez les femelles; elle est aussi supérieure à celle des mâles.

L'isolement réduit la tendance au vol de façon déterminante dès la première génération. Les femelles conservent mieux leur tendance au vol au cours des générations d'isolement.

INTRODUCTION

Les données concernant l'activité de vol des criquets pèlerins non grégaires dans la nature sont relativement peu nombreuses et très fragmentaires, car l'étude en est très difficile : ces populations sont dispersées et les insectes ne commencent à voler qu'à la nuit tombante; ils ne sont visibles que peu de temps (quelques dizaines de minutes seulement) (Roffey, 1963; Graham, 1948, *in* Roffey, 1963; Waloff, 1963). C'est d'ailleurs partiellement par déduction que l'on put établir tout d'abord que les individus solitaires se déplaçaient pendant la nuit : des régions sans criquets le soir en présentaient le lendemain matin (Rao, 1937). D'autres auteurs, observant l'activité crépusculaire de ces criquets, en déduisirent qu'ils devenaient mobiles la nuit (Kennedy, 1939 ; Volkonsky, 1942). L'emploi de sources lumineuses artificielles a permis de confirmer ces faits.

Cependant, diverses difficultés inhérentes à la biologie même du criquet pèlerin s'ajoutent à celles dues à l'observation directe sur le terrain. Souvent, des criquets de phases différentes sont plus ou moins mélangés (Rao, 1937; Waloff, 1963; Roffey, 1963). Des interactions se produisent et peuvent fausser considérablement, voire inverser, l'expression de certains comportements. Kennedy (1939) rapporte que des solitaires partent en plein jour avec les grégaires d'un essaim posé à leur voisinage, le départ s'effectuant par petits groupes.

D'autre part, le comportement passé est le plus souvent inconnu; c'est pourtant par le comportement que les phases sont le mieux caractérisées (Uvarov, 1928, 1962, 1966).

L'action de tous les facteurs physiologiques, climatiques et écologiques agissant directement ou non et la difficulté de l'observation essentiellement nocturne en ce qui concerne le comportement de vol expliquent le peu de renseignements scientifiques actuels sur les déplacements des populations dispersées en comparaison de la quantité de documents concernant le comportement locomoteur des adultes de phase grégaire.

L'importance des « *transiens* » est cependant considérable, puisque *Schistocerca* le devient « à la moindre incitation » et que c'est de cette forme que dérivent tous les termes de la série, y compris les formes extrêmes grégaires et solitaires (Albrecht, 1962).

Nous avons précédemment effectué une étude de l'évolution de la tendance au vol dans différentes conditions de lumière et de température avec des criquets pèlerins élevés à haute densité (Michel, 1970). Nous

présentons ici une expérimentation parallèle avec des criquets pèlerins maintenus en isolement au cours de plusieurs générations à partir d'un élevage très dense.

Matériel et méthode.

Elevage

Les criquets (1) sont élevés dans des cages individuelles de bois vitrifié possédant un couvercle transparent et une paroi de tôle perforée assurant une ventilation constante. Ils disposent en permanence de son et d'ouate humide. Chaque jour, la nourriture herbacée *(Glyceria fluitans)* est renouvelée. La photo-thermopériode est assurée automatiquement par un éclairage électrique et un chauffage électrique thermostatisé. Elle est la suivante : 9 heures à 35°, 15 heures à 25°.

Protocole expérimental

Nos méthodes sont identiques à celles employées avec les insectes groupés (Michel, 1969). Rappelons simplement les points suivants : seuls sont étudiés les individus de poids convenable et ayant satisfait le cinquième jour au test d'envol (perte du contact tarsien et jet d'air sur les sensilles frontales). Les animaux sont suivis individuellement tout au long de leur vie grâce à une étiquette colorée et chiffrée fixée à leur agrafe de suspension. Ils sont suspendus aux manèges individuels (130 cm de diamètre), pendant deux heures, tous les deux jours, dans des enceintes individuelles et insonorisées. Les enregistrements individuels sont exprimés sur des graphiques où figurent en abscisses la durée des vols et en ordonnées la vitesse à laquelle ils s'effectuent. Nous avons établi dans une note précédente que la durée de vol était un paramètre qui suffisait parfaitement à caractériser les variations de l'activité de vol chez les animaux élevés en groupes denses. Nous utiliserons également ce paramètre afin d'établir des comparaisons plus faciles avec les animaux isolés.

Chaque enceinte est éclairable par une ampoule située à la verticale de l'axe du manège et sensiblement au niveau du criquet. Le centre du plafond et celui du plancher sont percés de façon à éliminer toutes variations thermiques liées à l'éclairage (effet de cheminée). Les parois internes des enceintes de vol sont d'un blanc mat uniforme et la lumière y est réfléchie de manière égale, sans zone de brillance (facteur de luminance : $\beta = 1$ entre 4 000 et 7 000 Å). Les enceintes sont maintenues à la température de 35° ± 0,1.

Les vols à la lumière naturelle ont lieu dans une enceinte comportant une vitre laissant passer, à énergie égale, toutes les radiations, excepté la catégorie de rayons ultra-violets nocifs pour l'homme : 2 600 Å à 3 500 Å (glace de Chantereine, Saint-Gobain).

Lors des vols à l'obscurité, nos criquets sont suspendus soixante minutes après le début de leur période obscure, alors que les cages sont encore à 35°. Ce moment est, selon les observateurs, celui qui correspond au maximum d'envols dans la nature. Lors des vols à la lumière, les criquets sont suspendus aux manèges à la fin de leur période de lumière.

La température étant de 35° dans les cages et dans les enceintes de vol, toute possibilité de choc thermique est éliminée, ce qui facilite les comparaisons entre les résultats

(1) Les individus isolés de première et de deuxième génération proviennent d'une souche de grégaires de l'Anti-Locust Research Centre de Londres, maintenue au laboratoire depuis 1957 à haute densité. La souche des individus isolés des générations suivantes (F 4, F 5, F 6 et F 16) nous a été aimablement fournie par M. F. O. Albrecht, que nous remercions très vivement.

obtenus avec les formes isolées et les formes groupées.

Les criquets ne montrent d'ailleurs pas de différence dans l'expression de leur vol à l'obscurité s'ils sont suspendus au début ou à la fin de leur période nycthémérale d'obscurité, à condition d'avoir été maintenus depuis deux heures environ à 35°. Ils n'en montrent pas davantage s'ils sont accrochés aux manèges deux heures après le début de leur période de jour ou à la fin de celle-ci à la même température.

Résultats.

Généralités

Un criquet élevé isolément pendant une ou plusieurs générations réagit globalement à l'accrochage au manège comme s'il était issu d'un groupe dense (Michel, 1969). Il présente une réaction de fuite due aux perturbations apportées par les manipulations (saisie dans la cage, accrochage au manège) et une réaction de battements d'ailes à la perte du contact tarsien. Tout ceci engendre ce que nous appelons le « vol d'entrée ». Celui-ci est constitué d'un vol de quelques minutes ou d'une ou plusieurs séries de ces vols élémentaires qui peuvent s'étaler sur cinquante minutes.

Le vol d'entrée est en général, comme chez les insectes groupés, suivi, après 5 à 15 minutes environ, d'un « vol principal » constitué par une ou plusieurs séries des mêmes vols élémentaires, comme il a été observé dans la nature (Roffey et Popov, 1968).

Les jeunes criquets élevés isolément cherchent beaucoup à se décrocher au cours des premières suspensions, au contraire des animaux élevés en groupes denses. La forme des agrafes et le mode de suspension les en empêchent et excluent l'inhibition par contact tarsien.

Les deux vols peuvent devenir indiscernables. Les courts vols se succèdent alors tout au long de la durée de la suspension. Leur nombre peut atteindre quatre-vingts en deux heures.

Les manifestations globales qualitatives et quantitatives des vols des criquets élevés isolément diffèrent fondamentalement de celles des criquets élevés en groupes denses. Les vols dits « continus » n'existent que chez les individus de première génération. Encore sont-ils rares et de courte durée : 30 minutes au plus. Il peut y avoir, au cours d'une suspension, succession de vols continus de durée limitée (10 à 20 minutes) avec entre eux un nombre variable de vols de quelques minutes. On trouve plus souvent des séries de vols courts, mais presque enchaînés tellement ils se succèdent vite. Ces enchaînements peuvent s'effectuer sur 25-30 minutes. L'expression la plus courante du comportement de vol est une succession de vols de 1 à 5 minutes (2 ou 3 surtout), séparés par des moments de repos de durée voisine.

Les résultats que nous présentons sont basés sur la durée totale de vol au cours de chaque suspension. En effet, les durées relatives du vol d'entrée et du vol principal dépendent des mêmes facteurs.

Comme chez les animaux groupés, l'enveloppe totale des courbes présente une partie croissante puis une partie décroissante. La partie intermédiaire correspond à l'époque où l'aptitude au vol est la plus élevée.

Pour une plus grande commodité de l'exposé, nous avons déterminé des catégories, comme dans nos études précédentes sur des animaux groupés. Les critères de ce classement sont les suivants : valeur du maximum d'activité, durée de la maturation sexuelle, rapidité globale de croissance de la durée de vol, forme générale de la courbe de durée de vol.

Caractéristiques générales des diverses catégories :

I 1 : Les insectes ont une aptitude au vol élevée, le maximum étant atteint par une progression assez régulière. L'activité diminue ensuite assez rapidement. Au cours des deux premières générations, les femelles ont une maturation sexuelle légèrement avancée. Cette catégorie ne se retrouve plus en 5e et en 16e générations.

I 2 : Les possibilités de vol des criquets sont inférieures. La valeur maximum est atteinte moins régulièrement, souvent en deux temps plus tranchés. La diminution de l'activité de vol est plus progressive.

I 3 : Cette catégorie est caractérisée par une faible activité de vol. Celle-ci s'acquiert très progressivement. La proximité de la ponte induit un regain d'activité chez les femelles. L'inhibition due aux pontes reste assez faible, excepté au cours des quelques heures qui la précèdent ou qui la suivent.

— Dans ces trois catégories, les mâles ont une activité plus irrégulière.

I 4 : Ces insectes ont une activité de vol nulle ou anarchique. Ainsi, un très petit nombre peut voler subitement une ou deux fois pendant 70 à 90 minutes; avant et après, leur temps de vol est réduit à la réaction d'accrochage.

VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL A L'OBSCURITÉ (1)

A. — Etude de la tendance au vol des criquets de la première génération d'isolement.

1° Activité des femelles de la catégorie I 1

L'activité de vol au cours des suspensions s'accroît progressivement jusqu'aux environs du 24e jour, peu avant la première ponte (28e jour). Cette progression s'effectue en deux phases d'augmentation séparées par un plateau d'activité. L'activité de vol diminue ensuite nettement pour devenir à nouveau assez importante au cours de l'interponte qui suit. Le même processus intervient avec le deuxième dépôt d'oothèques, mais l'activité demeure à un niveau inférieur.

L'activité de vol diminue donc assez rapidement après avoir atteint un maximum.

Comme chez les animaux groupés, le vol d'entrée constitue tout d'abord l'essentiel du vol total, puis la durée du vol principal l'emporte bientôt et les deux vols ne sont plus toujours discernables.

Le vol continu n'existe que de façon très limitée (30 minutes au plus) entre le 18e et le 25e jour. Les vols « enchaînés » débutent plus tôt, dès le 12e jour. Les vols de quelques minutes dominent.

2° Comparaison des mâles de catégorie I 1 aux femelles correspondantes

L'activité de vol reste inférieure à celle des femelles. La durée du vol augmente plus lentement et atteint un plateau irrégulier vers le 15e jour. Le maximum est atteint le 27e jour.

La tendance au vol diminue ensuite jusqu'au 34e jour, puis reprend à nouveau.

(1) A chaque génération d'isolement, nous avons employé 96 mâles et 96 femelles.

Deux périodes d'activité se succèdent au cours des quarante premiers jours. La première constitue la phase croissante d'activité, la deuxième amorce la phase décroissante. Les pics d'activité diminuent de fréquence et d'amplitude avec le vieillissement.

Les vols continus limités ont lieu plus tard que chez les femelles : après le 24e jour. Notons une certaine simultanéité chez les deux sexes de la phase de croissance et de celle de décroissance.

3. Comparaison des catégories I 2 et I 3 a la catégorie I 1

a) *Catégorie I 2.*

Chez les deux sexes, les maxima atteints par les courbes de durée de vol sont inférieurs à ceux des I 1 et sont en retard de un à trois jours chez les femelles au moins. Celles-ci pondent pour la première fois le 29e ou le 30e jour. L'activité générale se maintient davantage.

Chez les mâles se succèdent, au cours des quarante premiers jours, trois périodes d'activité. La seconde est la plus importante. La tendance au vol est inférieure à celle des femelles.

Le vieillissement entraîne chez les deux sexes une diminution de l'activité après qu'elle ait atteint son maximum vers les 26e ou 27e jours. On n'observe pour cette catégorie que des vols enchaînés et des successions de vols courts.

b) *Catégorie I 3.*

Les courbes de durée de vol ont un aspect très plat chez les deux sexes. Les maxima atteints sont peu élevés. La durée de vol varie très peu et la phase de croissance est très lente. L'époque à laquelle l'activité de vol est la plus grande est plus tardive que dans les catégories précédentes.

L'activité des mâles est irrégulière. Les ondulations sont très étalées.

B. — Comparaison de la tendance au vol des animaux des générations F 1 et F 2.

a) Catégorie I 1

Les femelles pondent plus tard. La durée de vol croît plus lentement pour atteindre un maximum inférieur à celui des I 1 et plus tardif. L'activité croît de façon d'abord régulière puis nettement irrégulière.

Les mêmes remarques valent aussi pour les mâles dont la tendance maximum au vol s'exprime vers le 30e jour pour diminuer aussitôt avant de reprendre à nouveau.

b) Catégorie I 2

Ici aussi, la tendance au vol est affaiblie et tardive par rapport à son homologue de F 1.

Les courbes représentatives de l'activité des mâles montrent trois ondulations nettes. Le maximum d'activité s'exprime au cours de la troisième. Elle est suivie d'une forte diminution, puis d'une augmentation importante mais brève.

c) Catégorie I 3

La durée de vol atteinte le 20e jour par la génération F 1 n'est atteinte ici que le 26e jour. La tendance au vol n'évolue guère après le 12e jour.

La tendance au vol des mâles varie sensiblement comme en F 1, mais reste inférieure.

C. — Comparaison de la tendance au vol des criquets des générations F 5 et F 16 avec ceux des générations F 1 et F 2.

Il n'y a plus de criquets susceptibles d'être classés en catégorie I 1.

a) Catégorie I 2

L'enveloppe générale des courbes chez les deux sexes montre que la tendance au vol est comparable en F 5 et en F 16 à celle de F 2.

b) Catégorie I 3

La tendance au vol des femelles F 5 est globalement comparable à celle des femelles F 2, mais elle décline un peu plus nettement entre le premier pic du 12e jour et le maximum situé avant la première ponte.

En F 16, bien que la première ponte ait été précoce par rapport à celle des fèmelles F 5, la tendance au vol s'exprime un peu plus tardivement puis diminue elle aussi sans manifester de regain d'intensité important avant la première ponte comme dans le cas précédent. En F 16, la tendance au vol est donc légèrement inférieure à celle de F 5.

Chez les mâles, les enveloppes globales sont sensiblement comparables à celles des femelles. Elles montrent des ondulations plus ou moins nettes et irrégulières. L'activité moyenne de vol diminue très légèrement de F 1 à F 2. Elle diminue encore en F 5 puis en F 16.

Pour chaque génération étudiée, quelques très rares individus, des femelles surtout, classés en I 4, présentèrent des vols de 70 à 90 minutes de une à trois reprises. L'activité maximum de vol des mâles survient plus tardivement que chez les femelles, et cela dès la première génération d'isolement.

VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL EN LUMIÈRE ARTIFICIELLE

Les criquets sont suspendus aux manèges après une exposition de deux heures à un flux lumineux artificiel (tungstène) identique à celui qu'ils subissent en vol. Les mesures d'intensité sont effectuées à l'aide d'un luxmètre de marque Guerpillon et Cie (type 490).

En chacune des trois générations (F 1, F 2 et F 4), 48 mâles et 48 femelles furent étudiés en vol à 25 lux et autant à 100 lux (1re, 2e et 6e générations). Ces derniers furent aussi étudiés à 160 lux à deux époques : au début et à la fin de la période précédant la première ponte chez les femelles.

Les deux sexes volent d'autant plus longtemps que l'intensité de la lumière dans les enceintes de vol est plus faible. A 160 lux, les vols sont constitués presque uniquement par le vol d'entrée.

Pour la génération F 1, les vols effectués à 25 lux et même à 100 lux sont d'abord peu importants lorsque les insectes sont jeunes, car leur tendance au vol est faible. L'activité de vol, tout en restant faible en valeur absolue, s'accroît peu à peu chez les insectes des catégories I 1 et I 2. Elle reste très limitée en I 3.

Les femelles volent un peu plus à la lumière que les mâles, car leur tendance au vol est supérieure.

VARIATIONS DE LA TENDANCE AU VOL EN LUMIÈRE NATURELLE

Les mâles et les femelles des générations F 1, F 2 et F 5, dont l'activité de vol à l'obscurité était régulièrement suivie, furent suspendus à la même température, à la lumière naturelle après exposition de deux heures à cette même lumière. Les tests eurent lieu aux mêmes époques que leurs homologues en lumière artificielle.

En F 1, chez les deux sexes, l'activité de vol est inférieure à celle déployée à l'obscurité. Elle est d'autant plus élevée que la tendance au vol est plus forte (référence au vol à l'obscurité). Les femelles volent davantage à la lumière que les mâles, car leur tendance au vol est supérieure.

En F 2 et en F 5, il en est de même, mais l'activité de vol est plus faible.

La lumière naturelle inhibe moins le vol des criquets que la lumière artificielle; ceux-ci volent globalement aussi peu à une lumière artificielle de 25 à 100 lux qu'à une lumière naturelle de 1 000 à 2 000 lux. Comme chez les animaux groupés, l'intensité et la qualité de la lumière sont d'une grande importance. L'étude de ces facteurs fera l'objet d'une prochaine publication.

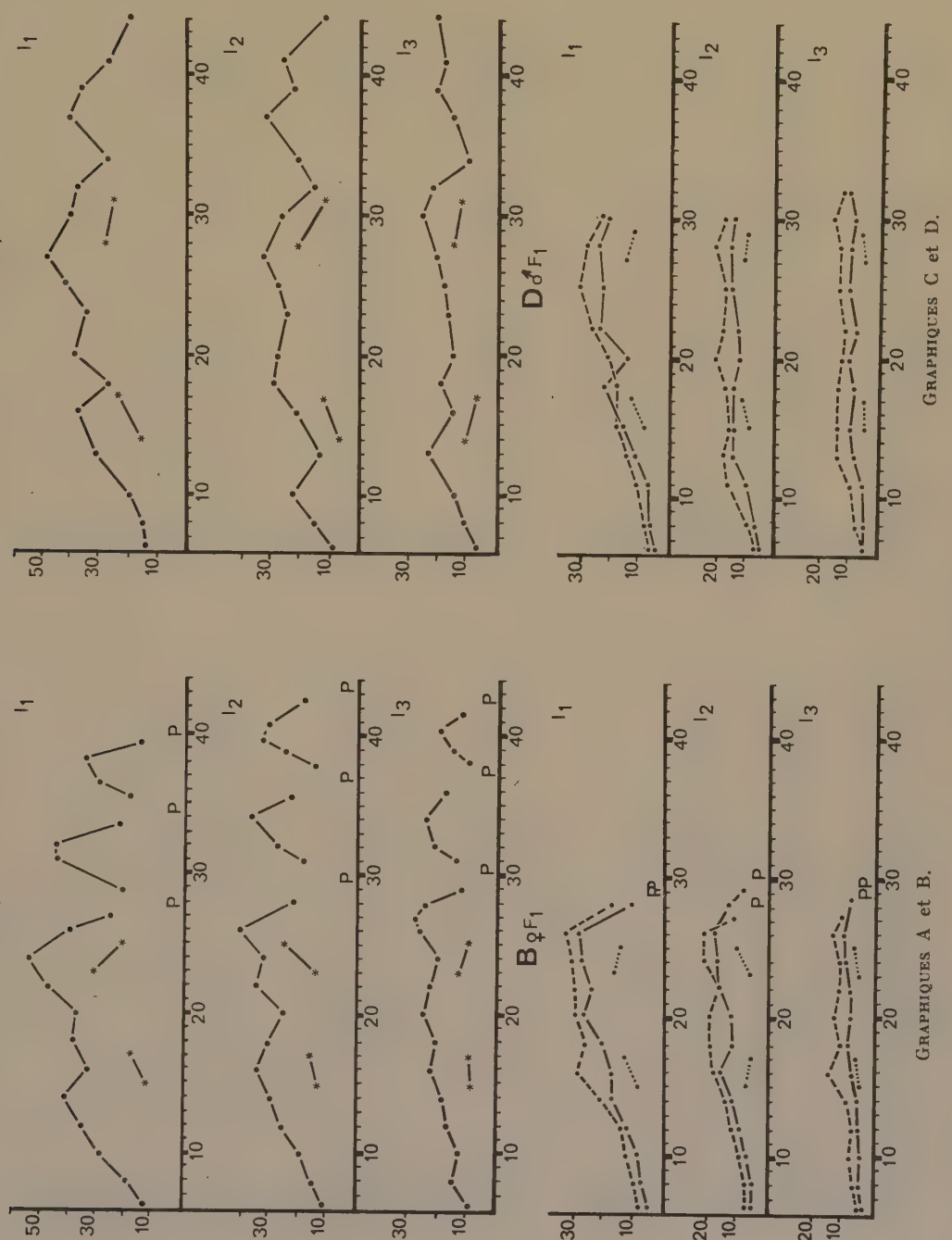
TABLEAU A. — ETUDE COMPARÉE DES COEFFICIENTS DE CROISSANCE (1) ET DE LA VITESSE MOYENNE DE VARIATION DE LA DURÉE DE VOL (2) DU JOUR 6 AU JOUR DU PREMIER MAXIMUM DE LA TENDANCE AU VOL (M) EN FONCTION DU NOMBRE DE GÉNÉRATIONS DE CRIQUETS ÉLEVÉS EN ISOLEMENT.

GÉNÉRATIONS	♂						♀					
	COEFFICIENT DE CROISSANCE DE LA DURÉE DE VOL			VITESSE MOYENNE DE CROISSANCE DE LA DURÉE DE VOL			COEFFICIENT DE CROISSANCE DE LA DURÉE DE VOL			VITESSE MOYENNE DE CROISSANCE DE LA DURÉE DE VOL		
	I 1	I 2	I 3	I 1	I 2	I 3	I 1	I 2	I 3	I 1	I 2	I 3
F 1	4	4,25	3,71	0,19	0,20	0,18	4,23	3,63	3,50	0,23	0,18	0,17
F 2	3,50	3,40	2,55	0,14	0,14	0,10	3,61	3,38	3,57	0,18	0,16	0,18
F 5		4,71	2,50		0,19	0,09		4,75	3,57		0,21	0,16
F 16		4,28	2,71		0,16	0,09		4,37	2,60		0,20	

(1) Le coefficient de croissance est donné par le rapport de la quantité d'activité de vol maximum (M) et de celle du 6e jour.
(2) La vitesse moyenne de variation est exprimée par le rapport du coefficient de croissance et du temps séparant le jour (6) du jour (M).

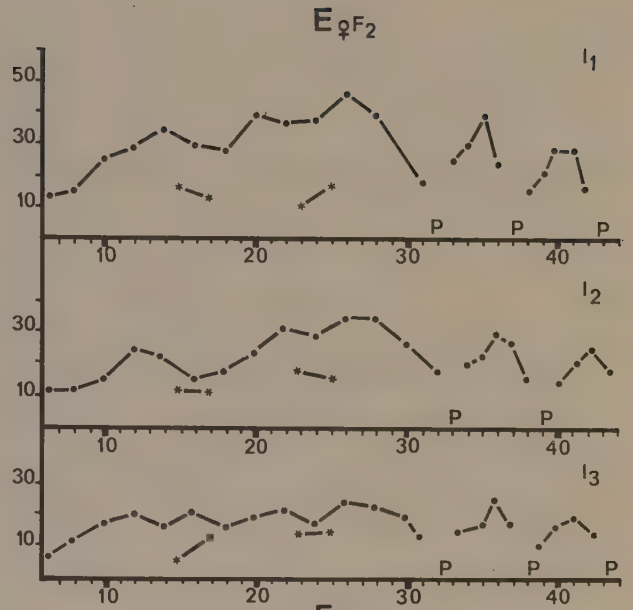
TABLEAU B. — RÉPARTITION EN POURCENTAGE PAR CATÉGORIE DES CRIQUETS ISOLÉS VOLANT DANS DIFFÉRENTES CONDITIONS DE LUMIÈRE ET D'OBSCURITÉ

		Catégorie	♂						♀					
			F 1	F 2	F 4	F 5	F 6	F 16	F 1	F 2	F 4	F 5	F 6	F 16
Vol à l'obscurité et en lumière naturelle.		I 1	15,85	9,5					23,5	12,8				
		I 2	24,3	22,6		25,33		18,75	36,5	38,5		30		26
		I 3	41,46	44		18		65	26	32		46		53
		I 4	19,5	23,8		26,7		16,25	14	16,7		23,7		21
		I	85,4	87,5		78		83	88,5	81,25		79,2		84,4
		Morts.	14,16	12,5		22		16,7	11,45	18,75		21,8		15,6
Vol en lumière artificielle.	25 lux.	I 1	14,2	12,8	4,5				25	9,7	4,6			
		I 2	28,4	30,7	24,75				37,5	31,7	23,2			
		I 3	40,4	38,4	45				22,5	34,1	44,1			
		I 4	16,6	17,9	25				15	24,3	27,9			
		I	87,5	81,2	91,6				83,3	85,4	89,5			
		Morts.	12,5	18,75	8,3				16,6	14,6	10,4			
	100 lux.	I 1	21,4	12,1					21,4	12,5				
		I 2	28,5	17				22,7	28,5	40				34
		I 3	30,9	48,7				54	30,9	32,5				44,7
		I 4	19	21,9				22,7	19	15				21
		I	87,5	85,5				91,6	87,5	83,3				79
		Morts.	12,5	14,5				8,3	12,5	16,6				21

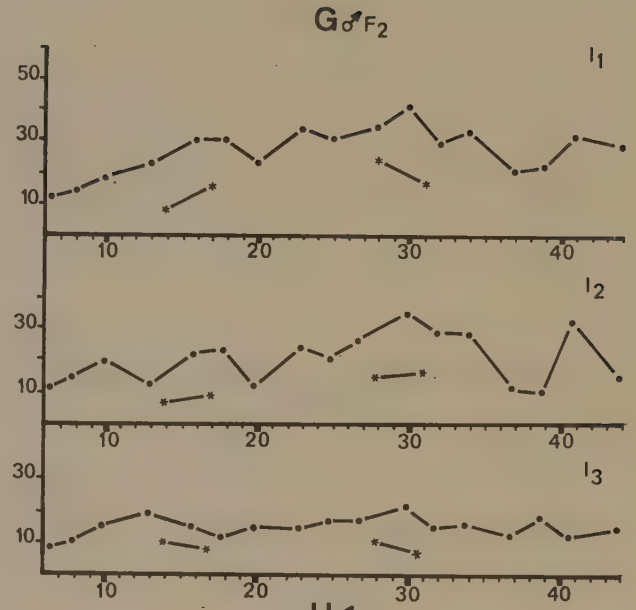


GRAPHIQUES A et B.

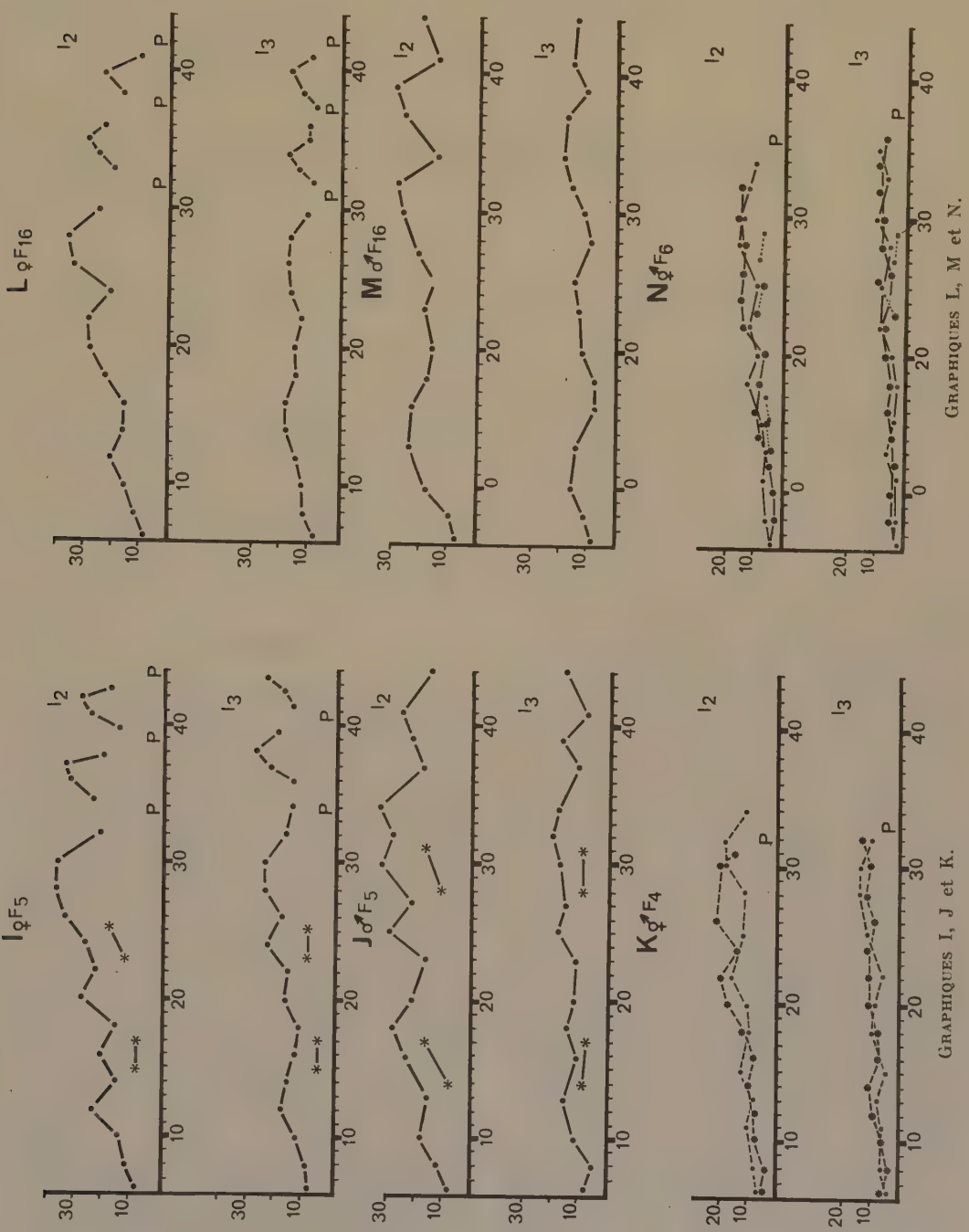
GRAPHIQUES C et D.



GRAPHIQUES E et F.



GRAPHIQUES G et H.



GRAPHIQUES I, J et K.

GRAPHIQUES L, M et N.

Les graphiques A, E, I, L et C, G, J, M représentent respectivement les variations de la tendance au vol à l'obscurité et en lumière naturelle des femelles et des mâles des 1re, 2e, 5e et 16e générations de criquets isolés.

—— • —— Obscurité
—— * —— Lumière naturelle (1 000-2 000 lux).

Les graphiques B, F et D, H représentent respectivement les variations de la tendance au vol à la lumière artificielle des femelles et des mâles des 1re et 2e générations d'isolés.

—— • —— 25 lux.
—— • —— 100 lux.
--- • --- 160 lux.

Le graphique K représente les variations de la tendance au vol à la lumière artificielle (25 lux) de criquets de 4e génération.

—— • —— Mâles.
—— * —— Femelles.

Le graphique N représente les variations de la tendance au vol à la lumière artificielle (100 et 160 lux) de criquets de 6e génération.

100 lux { —— • —— Mâles. / —— * —— Femelles.
160 lux { ---- • ---- Mâles. / ---- * ---- Femelles.

Discussion.

Nos expériences ont permis de préciser, dans les conditions de laboratoire, divers aspects quantitatifs et qualitatifs des variations de la tendance au vol de *Schistocerca gregaria* élevé isolément pendant un nombre variable de générations. Cette tendance au vol décroît très rapidement avec l'isolement. Dès la première génération, les individus ont une tendance au vol considérablement réduite par rapport à celle de leurs parents groupés (Michel, 1969). Aucun ne montre plus de vols continus importants (30 minutes au plus) au cours de la suspension de deux heures, alors que bon nombre des insectes élevés en groupes denses sont susceptibles de voler jusqu'à 23 heures de suite si on ne limite pas expérimentalement la durée de leur suspension (Michel, 1964). On trouve le plus souvent des vols courts qui se succèdent durant tout ou partie des deux heures d'enregistrement.

Encore observable, bien que rarement chez les animaux de la deuxième génération d'élevage isolé, cette tendance au vol continu est disparue à la cinquième génération. Les criquets ne montrent plus de vols continus, comme l'établissent nos résultats concernant les performances des insectes par catégories de tendance au vol et le nombre d'animaux en chacune de celles-ci.

Une seule génération d'isolement suffit donc à modifier de façon déterminante, pour l'ensemble de la population, la tendance au vol chez les criquets pèlerins. Ceci nous incite à penser que si dans la nature certains parmi eux peuvent d'eux-mêmes effectuer de petites migrations (Roffey et Popov, 1968), l'action du vent devient déterminante dans les déplacements plus importants dès lors qu'ils peuvent s'élever suffisamment au-dessus du sol. Un vent moyen peut contribuer à accroître le tonus des criquets (Waloff, 1963), mais un vent violent peut aussi bien les maintenir au sol que leur faire parcourir des distances parfois

importantes s'ils se trouvent en l'air (Rao, 1937, 1942, 1960; Rao et Bhatia, 1939; Rainey, 1962; Waloff, 1963).

Il n'est pas besoin pour cela qu'ils soient capables de voler de façon rigoureusement continue, mais simplement qu'ils puissent, comme les criquets grégaires, voler à intervalles suffisamment rapprochés tandis qu'ils planent, portés par le vent.

Les enregistrements au laboratoire montrent, par la durée et la fréquence des vols courts, que cela est parfaitement possible. Ceci permet peut-être de préciser l'importance relative des rôles, celui de l'insecte et celui du vent qui transporte (1).

Remarquons toutefois que le plus souvent, les individus composant les populations dispersées dont on fait état des déplacements ne semblent pas être de vrais solitaires, compte tenu de leur morphologie et surtout de leur densité, car l'étude biométrique a montré que parfois la morphologie des imagos et leur comportement sont en discordance. Stower Davies et Jones (1960) rapportent en effet qu'en Erythrée, des essaims comparables de *Schistocerca* pondirent à la même époque dans des régions voisines, mais de climats différents. Les descendants eurent un comportement larvaire grégaire, mais les adultes montrèrent des caractères biométriques différents selon leur habitat, grégaires en régions montagneuses, solitaires en régions côtières. Tous formèrent cependant des essaims migrateurs.

La migration n'est certes pas un caractère distinctif entre les phases, d'autant plus, comme le souligne Albrecht (1967), qu'il s'agit d'un comportement courant chez de nombreux acridiens inaptes au grégarisme des pays tropicaux et avoisinants. Mais il ne nous paraît pas possible d'invoquer seulement le fait que souvent les températures nocturnes sont insuffisantes pour expliquer le peu d'ampleur des déplacements des solitaires lorsque le vent ne peut constituer un vecteur : nos expériences montrent que l'état interne des criquets isolés est beaucoup moins dynamogène que chez les groupés, puisqu'il n'engendre qu'une bien plus faible tendance au vol.

Nos criquets se trouvent placés dans des conditions d'environnement différentes de celles des criquets dans la nature (absence des stimuli dus au vent et de son rôle porteur, et du bruit possible des battements d'ailes), et les comparaisons que nous pouvons faire entre criquets groupés et isolés au laboratoire, dans la mesure où elles se trouvent en parallèle avec celles faites sur le terrain, nous permettent de rapporter certainement à l'état neuroendocrinien les changements observés.

La tendance au vol des criquets non grégaires, bien que relativement faible en permanence comme le signalent les observateurs de terrain (Waloff, 1963, et Roffey, 1963), devient en général au laboratoire un peu plus grande en période de maturation sexuelle, ce qui est en accord avec les observations sur l'activité locomotrice de *Schistocerca* mâles en cage (Norris, 1962) et celles de Burnett (1951) et de Waloff (1963) effectuées respectivement sur *Nomadacris* et sur *Schistocerca* dans la nature.

Les résultats acquis au laboratoire nous permettent de mieux apprécier certaines observations de l'activité nocturne des criquets de populations dispersées. Roffey (1963), entre autres, rapporte bon nombre d'observations sur des criquets morphologiquement solitaires, qui concordent avec nos résultats. Les faits rapportés et les graphiques présentés laissent à penser que, habituellement, la majorité des individus qui volent tiennent l'air quelques minutes à chaque envolée, quinze à vingt minutes

(1) De très récentes observations au radar ont montré que le vol de nuit de criquets isolés peut être constitué alternativement de séries de battements d'ailes et de vols planés (Mac Cuaig, 1969).

peut-être au plus pour une partie d'entre eux (Roffey et Popov, 1968).

Ce même auteur, à partir d'observations effectuées essentiellement au cours d'une nuit sur des criquets à morphologie de solitaires, émet l'hypothèse suivant laquelle un très faible nombre d'individus peut voler sans arrêt pendant 5 et même 10 heures, mais il indique en même temps que le vol n'est pas nécessairement soutenu, ce qui est contradictoire et met en cause la durée même du vol. Nous en discuterons ultérieurement, mais remarquons qu'une partie des individus observés était arrivée en plein jour et que la morphologie n'indique pas nécessairement, nous l'avons dit, l'état phasaire des individus sur le plan du comportement (Zolotarevski et Murat, 1938; Stower, Davies et Jones, 1960).

Le nombre important d'individus peu actifs (ce nombre croît de façon manifeste au cours des deux premières générations d'isolement), comme les variations souvent irrégulières de la tendance au vol de chaque animal lors du vieillissement, ne sauraient nous étonner; la totalité des observateurs de terrain soulignent en effet le caractère statique des criquets pèlerins dispersés. Des expériences de marquage l'ont confirmé à plusieurs reprises : les déplacements sont souvent de l'ordre de quelques dizaines de mètres seulement, même en plusieurs semaines (Rao, 1960 et Waloff, 1963). Les auteurs indiquent aussi la coexistence, dans une même population tenue pour homogène, de criquets mobiles et de criquets immobiles (Maxwell Darling, 1934; Rao, 1960; Waloff, 1963).

A la suite d'expériences effectuées sur des criquets élevés en groupes denses et volant à l'obscurité, nous avions émis l'hypothèse que la tendance fondamentale de l'espèce en ce qui concerne le vol était supérieure et précoce chez les femelles. Une autre série d'expériences menée également sur des criquets groupés, mais volant en ambiance lumineuse, renforçait notre supposition en montrant qu'il en était de même pour les possibilités de vol à la lumière. Les résultats présentés ici montrent qu'au cours des générations d'isolement, les femelles ont à l'obscurité et à la lumière une tendance supérieure au vol et que celle-ci est plus précoce en ce sens que certaines valeurs sont atteintes plus rapidement que chez les mâles.

Chez les larves d'un acridien migrateur voisin *locusta migratoria migratorioides*, les mâles se déplaceraient légèrement plus que les femelles (Key, 1936). En fait, Ellis (1959), spécialiste du comportement de ces larves, ne décèle aucune différence entre les sexes, par contre, en 1951, elle remarque que les femelles atteignent précocement leur maximum d'activité par rapport aux mâles.

Comme chez les criquets groupés (Michel, 1969), les coefficients de croissance de la durée de vol et la vitesse moyenne de croissance augmentent de la troisième à la première catégorie dans chaque génération étudiée (Tableau A).

La précocité et la force de la tendance au vol semblent être liées chez les criquets isolés comme chez les criquets groupés.

Les coefficients de croissance de la durée de vol qui, chez les criquets groupés, étaient supérieurs chez les mâles ne le sont plus pour la majorité des insectes qu'en première génération d'isolement. Compte tenu du nombre de criquets dans les différentes catégories au cours des générations suivantes, la plupart des mâles ont un coefficient parfois égal, souvent inférieur à celui des femelles. Chez les mâles, la tendance au vol s'accroît moins en valeur absolue que chez les femelles. Elle s'accroît moins aussi en valeur relative (valeur au sixième jour comparée à celle atteinte lors du jour d'activité maximum).

Dans l'ensemble des générations étudiées, l'époque d'activité maximum de vol des mâles suit celle des femelles. Il en résulte

que la vitesse moyenne de croissance de la durée de vol qui, chez les criquets groupés, était supérieure chez les mâles est devenue sensiblement comparable chez les deux sexes en première génération d'isolement. Elle est inférieure ensuite chez les mâles.

Le tableau de répartition des criquets dans les différentes catégories au cours des générations montre que les mâles ayant perdu, dès la première génération d'isolement, beaucoup de leur activité, celle-ci diminue encore d'une génération à l'autre, mais relativement moins que chez les femelles. Ces dernières, au contraire, ont mieux résisté que les mâles à l'effet de l'isolement à la première génération, cependant celui-ci se fait progressivement sentir au cours des générations suivantes. Les femelles conservent mieux leur potentiel de vol.

Nos expériences ont par ailleurs montré que l'activité de vol d'un nombre croissant de criquets était très affectée par les intensités lumineuses artificielles ou naturelles auxquelles nous les avons exposés. Cette activité se réduit même essentiellement à la réaction d'accrochage au manège pour un nombre de plus en plus grand pour les générations successives.

Mais l'examen des courbes montre que la tendance au vol à l'obscurité diminue simultanément. Comme chez les criquets élevés en groupes denses, l'inhibition du vol due à la lumière varie en fonction inverse de la tendance au vol (mesurée par l'activité de vol à l'obscurité).

La différence de tendance au vol entre les animaux groupés et les animaux isolés montrent bien, dans nos conditions expérimentales (MICHEL, 1969, 1970), que c'est la densité qui est la cause des différences comportementales.

L'examen des observations effectuées sur le terrain par divers auteurs (RÉGNIER, 1931; FAURE, 1937; RAO, 1937; VOLKONSKI, 1942; RUNGS, 1962) laisse à penser que toute population dispersée volant le jour n'est pas complètement dégrégarisée ou bien commence à l'être. Des expériences complémentaires de groupement d'individus provenant de nos élevages de criquets isolés apporteront peut-être des précisions à ce sujet.

BIBLIOGRAPHIE

ALBRECHT (F. O.), 1962. — Physiologie, comportement et écologie des Acridiens en rapport avec la phase. *Coll. C.N.R.S.*, Paris, **114**, discussion générale. — 1967. *Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrateurs.* Masson et C^ie^, édit., Paris.

BHATIA (O.), 1939. — The influence of dust storms on the migration of the Desert Locust. *Ind. J. Ent.*, **1**, p. 49-51.

BURNETT (G. F.), 1951 *b*. — Field observations on the behaviour of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.), in the solitary phase. *Anti locust Bull.*, **8**, 1-36.

ELLIS (P. E.), 1959. — Some factors influencing phase characters in the nymphs of the *locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Ins. Soc.*, **6**, p. 21-39.

FAURE (J. C.), 1937. — Some recent advances in research on locust problems. *South Afr. Sci.*, **33**, p. 797-811.

KENNEDY (J. S.), 1939. — The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in an outbreak centre. *Trans. R. ent. Soc.*, London, **89**, p. 385-542.

KEY (H. L.), 1936. — Experimental studies on locomotor activity in *locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Ent. Res.*, **27**, p. 399-422.

MAC CUAIG (R. D.), 1969. — Communication personnelle.

MAXWELL DARLING (R. C.), 1934. — The solitary phase of *Schistocerca gregaria* (Forsk) in North Eastern Kordofan (Anglo-Egyptian Sudan). *Bull. Ent. Res.*, **25**, p. 63-83.

MICHEL (R.), 1964. — Observations résultant de l'enregistrement individuel au laboratoire de l'activité de vol chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) (Insecte orthoptéroïde). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 2588, 5271-5273. — 1969. Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Rev. Comp. An.*, **3**, p. 46-65. — 1970. Etude au laboratoire de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pèlerin *(Schistocerca gregaria* Forsk) *(sous presse)*.

NORRIS (M. J.), 1962 *a*. — Group effects on the activity and behaviour of adult males of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in relation to sexual maturation. *Anim. Behav.*, **10**, p. 275-291. — 1962 *b*. The effects of den-

sity and grouping on sexual maturation feeding and activity in caged *Schistocerca gregaria*. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, Paris, **114**, p. 23-35.

Rainey (R. C.), 1962. — Some effects of environmental factors on movements and phase change of locusts in the field. *Coll. Int. C.N.R.S.*, Paris, **114**, p. 175-199.

Rao (Y. R.), 1937. — A study of migration among the solitaries of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *C. R. IV^e Confér. int. Rech. Antiacrid*, Le Caire, 1936, 10-1. — 1942. Some results of studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in India. *Bull. Ent. Res. London*, **33**, p. 241-265. — 1960. The desert locust in India. *Ind. council agric. res.*, New Delhi.

Rao (Y. R.) et Bhatia (D.), 1939. — On the probability of seasonal migration among the solitary phase individuals of *locusta migratoria* in North-West India. *Indian J. Agric. Sci.*, Delhi, **9**, p. 79-107.

Regnier (P. R.), 1931. — Les invasions d'acridiens au Maroc de 1927 à 1931. *Dir. gén. Afr. Def. Cult.*, Rabat, **3**.

Roffey (J.), 1963. — Observations on night flight in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Anti locust Bull.*, **39**, p. 1-32.

Roffey (J.) et Popov (G.), 1968. — Environmental and behavioural processes in a Desert Locust outbreak. *Nature*, **219**, p. 446-450.

Rungs (C. E.), 1962. — Quelques aspects peu connus du comportement du criquet pèlerin au Maroc. *Coll. int. C.N.R.S. Paris*, **114**, p. 165-174.

Stower (W. J.), Davies (D. E.) et Jones (I. B.), 1960. — Morphometric studies of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *J. Anim. Ecol.*, **29**, 2, p. 309-339.

Uvarov, 1928. — Locusts and grasshoppers, a Handbook for their study and control. *Lond. Im. Bur. Ent.*, **13**, p. 352. — 1962. Allocution de la séance de clôture. *Coll. Int. C.N.R.S. :* « Physiologie, comportement et écologie des Acridiens en rapport avec la phase », Paris, **114**, p. 319-328. — 1966. *Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology.* Cambridge Univ. Press, 465 p.

Volkonsky (M.), 1942. — Observations sur le comportement du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) dans le Sahara Algéro-Nigérien. *Arch. Inst. Pasteur*, Alger, **18**, p. 43-62.

Waloff (Z.), 1963. — Field studies on the solitary and *transiens* desert locusts on the red sea area. *Anti locust Bull.*, **40**, 93 p.

Zolotarevsky (B. N.) et Murat (M.), 1938. — Rapport scientifique sur les recherches de la mission d'études de la biologie des acridiens en Mauritanie (A. O. F.). Première mission. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, Alger, **29**, p. 29-103.

note n° 5

INFLUENCE DU GROUPEMENT EN ESSAIM ARTIFICIEL SUR LA TENDANCE AU VOL DU CRIQUET PÉLERIN (*SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK)

par

RAOUL MICHEL

(Laboratoire d'Ethologie, Faculté des Sciences, Rennes, France)

Reprinted from: BEHAVIOUR
Vol. XXXIX, 1

LEIDEN
E. J. BRILL
1971

INFLUENCE DU GROUPEMENT EN ESSAIM ARTIFICIEL SUR LA TENDANCE AU VOL DU CRIQUET PÉLERIN (*SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK)

par

RAOUL MICHEL

(Laboratoire d'Ethologie, Faculté des Sciences, Rennes, France)

(Avec 2 Figures)

(Reçu 10-VII-1970)

INTRODUCTION

Les envols des essaims et leurs déplacements souvent importants chez les Criquets Pélerins grégaires ou subgrégaires (UVAROV, 1966; ALBRECHT, 1967; MICHEL, 1969) ont été observés par de nombreux auteurs, en particulier par UVAROV (1923), LEPINEY (1928), VOLKONSKY (1942), KENNEDY (1951), GUNN (1948), WALOFF & RAINEY (1951), WALOFF (1958), et RAINEY (1958, 1962, 1963, 1969). Mais le processus d'envol des essaims et la maintenance de leur cohésion lors de leurs déplacements bien que très souvent décrits sont loin d'être expliqués.

Ainsi, certains aspects de cette cohésion caractérisant la périphérie des essaims (edge effect) à l'exception de leur front sont décrits par WALOFF (1958, 1963, 1967) : des groupes de criquets volant en des directions différentes de celles suivies par l'essaim sortent de celui-ci mais reviennent bientôt et s'y intègrent à nouveau. Les stimulations seraient en ce cas essentiellement visuelles pour HASKELL (1957), acoustiques selon UVAROV (1967).

En fait, les stimuli produisant l'envol sensiblement simultané des criquets d'un même groupe ou de groupes voisins (KENNEDY, 1951; HASKELL, 1957) et la cohésion des essaims au cours de migrations journalières parfois considérables (WALOFF, 1946) sont peut-être à la fois d'ordre visuel et vibratoire [1]).

Après les premiers essais dans la nature de VAYSSIÈRES (1920) sur *Dociostaurus maroccanus* et de LEPINEY (1928) sur *Schistocerca gregaria*, HASKELL (1957) a effectué des expériences dont certaines permettent de penser

1) Il ne semble pas que l'olfaction puisse jouer un rôle car seule a pu être mise en évidence son implication dans la maturation sexuelle (NORRIS, 1954-1967).

que les stimuli acoustiques peuvent être impliqués dans le comportement d'envol simultané des Criquets Pélerins d'un même groupe.

L'étude de comportement de ce type est très difficile à réaliser sur le terrain dans un essaim de criquets et même impossible si l'on veut savoir, par exemple, si les vibrations émises par les criquets en vol favorisent l'entretien du vol chez les voisins ce qui pourrait présenter un intérêt tout particulier lors des migrations surtout si elles sont nocturnes [1]). Il était donc nécessaire d'expérimenter au laboratoire. Disposant d'installations permettant une certaine liberté de déplacement chez les animaux mis en expérience (MICHEL, 1969), nous avons voulu étudier le rôle possible joué par les vibrations engendrées par des criquets en vol dans l'enclenchement, l'entretien ou l'arrêt du vol chez le Criquet Pélerin.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons utilisé des criquets élevés à haute densité ou bien en isolement depuis un nombre variable de générations. Les conditions générales d'expérimentation sont identiques à celles déjà décrites (MICHEL, 1969).

Les animaux sont suspendus chacun à un manège individuel dont les déplacements sont enregistrés automatiquement. Les graphiques obtenus ont en ordonnée la vitesse de déplacement et en abscisse la durée des vols. Chaque criquet peut soit voler isolément suspendu dans une enceinte comportant un seul manège, soit voler en groupe dans une enceinte collective comportant plusieurs manèges.

Nous avons en effet réalisé, pour cette étude, un „essaim artificiel" de douze criquets en disposant de la manière suivante les rayons individuels dans une enceinte collective de vol. (Fig. 1) : les longueurs de deux rayons consécutifs emboités sur le même axe varient alternativement de quelques centimètres. Chacun des éléments porte une potence en bois de Balsa qui permet d'obtenir des „anneaux" de vol dont le rayon moyen (65 cm) a une valeur égale à celui des manèges individuels utilisés dans des expériences antérieures.

Dans ces conditions, les distances entre les criquets sont variables suivant les positions relatives des rayons au cours du vol, mais elles sont comprises entre 130 et quelques centimètres pour deux criquets à manèges contigus; elles sont comprises entre 168 et 95 cm pour les criquets les plus éloignés dans „l'essaim".

---

1) Les essaims migrent essentiellement le jour mais aussi la nuit (LEPINEY, 1928; UVAROV, 1928; REGNIER, 1931; PREDTECHENSKY, 1935; KENNEDY, 1951; WALOFF, 1962; RAINEY, 1935, 1967; ALBRECHT, 1967).

Ces distances placent les criquets dans d'excellentes conditions d'interrelations acoustiques (HASKELL, 1957).

Chacun des manèges est animé uniquement par le criquet qu'il porte et les déplacements sont indépendants les uns des autres.

Les enceintes sont à une température de 35°. Les expériences ont lieu à l'obscurité afin d'éliminer tout effet dû à la vision. Le rôle possible de l'olfaction a été écarté à la suite de tests au cours desquels des mâles volaient en position alternée avec les femelles. Les résultats n'ont montré aucune différence. Cependant pour maintenir rigoureuses les conditions expérimentales, nous ne tenons compte ici que des vols en essaims unisexués.

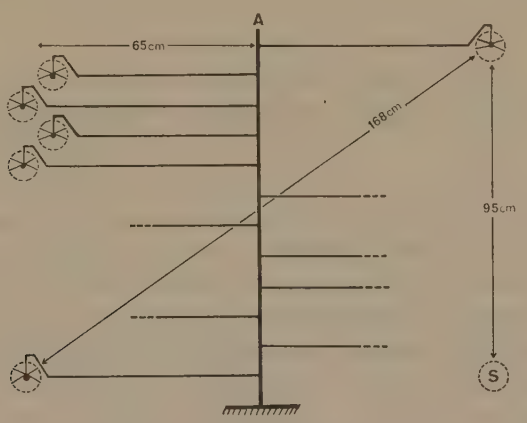


Fig. 1. Disposition des manèges pour un essaim artificiel. A: Axes emboités des manèges individuels pouvant se déplacer indépendamment les uns des autres. S: Section d'un "anneau" de vol.

Chacun des cas exposés dans cette note a été étudié sur 30 mâles et 30 femelles. Un système de marquage permet de suivre les variations de la tendance au vol de chacun d'eux tout au long de sa vie. Les animaux reçoivent de la nourriture fraîche après leur test au manège.

RÉSULTATS

Rappelons tout d'abord quelques généralités sur l'évolution de l'activité de vol des Criquets Pélerins au cours du vieillissement (MICHEL, 1969). Les individus d'un même élevage peuvent avoir des possibilités de vol très différentes. Ainsi chez des insectes élevés en groupes denses, les uns peuvent voler à certaines époques de leur vie pendant des heures sans s'arrêter tandis que d'autres ont au plus un vol intermittent d'une durée totale de quelques dizaines de minutes. La durée de vol au cours des suspensions aux

manèges croît jusqu'à l'époque des premières pontes puis elle diminue et présente alternativement des minima et des maxima.

Chez les bons voiliers, le vol est intermittent au cours de chaque suspension au manège jusque vers le quinzième jour. Les vols élémentaires s'allongent peu à peu et à partir de cet âge, font place au vol continu. Lors des périodes d'activité minimum, le vol se fragmente à nouveau.

Les criquets élevés isolément pendant une ou plusieurs générations présentent une très faible activité générale de vol passant, elle aussi, alternativement par des minima et des maxima (MICHEL, 1970).

1. „ENTRAÎNEMENT" ENTRE CRIQUETS DE MÊME TENDANCE AU VOL

Nous avons tout d'abord testé des criquets en les suspendant isolément chacun dans une enceinte afin de connaître leur tendance au vol. Celle-ci est définie par la durée totale de vol fournie au cours d'une suspension de deux heures (MICHEL, 1969).

Les criquets qui volent pendant une durée pratiquement égale à 15, 30 ou 60 minutes sont suspendus en fin de journée en essaim artificiel, pendant deux heures, selon la valeur respective de leur tendance à voler. Ainsi douze des criquets qui ont volé pendant très sensiblement 15 minutes au cours des deux heures du test, isolés chacun dans une enceinte, sont suspendus ensemble en essaim artificiel. Il en est de même pour ceux qui ont respectivement une durée totale de vol très proche de 30 ou de 60 minutes dans les mêmes conditions.

Pour une meilleure précision, 14 heures après, ils sont testés à nouveau chacun seul dans une enceinte pour définir correctement leur tendance au vol propre et celle acquise momentanément lors de la suspension en essaim, les résultats obtenus avec des individus ayant une différence de plus de 15% entre les durées de vol isolé sont éliminés.

Les tests ont lieu à différentes époques de la vie des criquets en fonction de l'évolution de leur activité de vol.

Les résultats obtenus figurent dans le Tableau 1.

En suspension isolée (MICHEL, 1969-1970) les criquets de faible tendance au vol (durée de déplacement de 15 et de 30 minutes au cours de deux heures de test) présentent d'abord une réaction de fuite à l'accrochage au manège. Elle dure quelques minutes puis est suivie d'une période de repos de 5 à 10 minutes. Commence alors une ou plusieurs séries de vols élémentaires durant chacun de quelques secondes à quelques minutes. Il n'y a plus que de courts vols de temps à autre au cours de la seconde moitié du test.

Groupés en essaim, les criquets manifestent une réaction de fuite un peu

TABLEAU 1

Influence des conditions densitaires dans les enceintes de vol sur l'activité locomotrice des criquets

Conditions d'élevage	Durée de vol en suspension isolée ♂	♀	Durée de vol en suspension en essaim ♂	♀
G	13,50	12,42	17,14	16,15
I_1	15,55		20,58	
I_2	14,45	14,15	17,32	18,11
G	30,55	33,10	44	45,34
I_1	28,10		39,34	
I_2	32,25	31,40	44,18	44,58
G	64,14		112,56	

Les durées de vols sont exprimés en minutes. G = Criquets élevées en groupes denses depuis de nombreuses générations. I_n = Criquets élevés isolément depuis n générations Valeurs toutes significatives au seuil de 0,001.

plus longue, une période de repos plus courte et des séries de vols élémentaires un peu plus denses.

Les criquets qui ont une tendance au vol supérieure (vol intermittent d'une durée de 60 minutes au cours d'un test de deux heures en enceintes individuelles) présentent en suspension isolée des vols élémentaires de 5 à 20 minutes.

Le groupement en essaim accroît la durée et le nombre de ces vols. Les mâles et les femelles présentent des réactions analogues (Tableau 1).

Dans tous les cas, les criquets volent davantage lorsqu'ils sont groupés en essaim ($F^1_{145} = 213$) [1]. Les performances induites par ces conditions sont indépendantes des conditions d'élevage. La différence entre la durée des vols en enceintes individuelles et en enceinte commune croît avec la valeur de la tendance au vol propre des individus comme l'indiquent les tests ($b/sb = 360$) [2] effectués pour les criquets élevés en groupe (G).

2. ENTRAÎNEMENT ENTRE CRIQUETS DE DIFFÉRENTES TENDANCES AU VOL

Les criquets (♂) sont d'abord testés isolément comme dans le cas précédent. L'„essaim" est ensuite composé de la manière suivante : un criquet d'une tendance au vol donnée est suspendu au manège situé au milieu de la série

1) Analyse de variance, test de Snedecor : rapport de la variance du facteurs considérés aux variances résiduelles.

2) Analyse de la régression : test de Student indiquant la signification de la régression.

de douze; onze criquets d'une autre tendance au vol sont suspendus chacun aux onze autres maèges. Le criquet testé se trouve ainsi au centre d'une formation de onze „entraîneurs". L'expérience dure deux heures. Les criquets sont ensuite testés à nouveau isolément pour vérifier la valeur de leur tendance au vol propre. Toutes les suspensions ont une durée de deux heures, sauf dans le cas des longs vols. Les résultats des expériences sont présentés dans le Tableau 2. Comme dans le cas précédent, pour une meilleure précision, les résultats obtenus avec des criquets entraînés ayant une différence supérieure à 15% entre les durées de vol isolé sont éliminés.

TABLEAU 2

Influence du groupement en „essaim" de onze criquets „entraîneurs" avec un criquet „entraîné" apte à voler pendant une durée totale (A) seul dans une enceinte

Durée de vol des criquets „entraîneurs"	Conditions d'élevage des criquets entraînés	Durée de vol (A) du criquet entraîné (suspension isolée)	Durée de vol du criquet entraîné (suspension en essaim)
2 heures sans arrêt	G	16,45	20,57
	I_2	13,25	16,48
	I_6	16,30	20,45
100 minutes de vol discontinu	G	14,10	21
	I_2	15,25	22,33
	I_6	13,15	19,33
2 heures sans arrêt	G	58,35	84,40

Voir légende du Tableau 1; valeurs toutes significatives au seuil de 0,001.

Suspendu avec des criquets capables de voler sans arrêt pendant le test, le criquet „entraîné" (durée de vol A égale à 15 minutes) présente une durée de vol voisine de celle des criquets groupés en essaim, chacun ayant la même tendance au vol s'ils sont suspendus isolément (15 minutes de vol au cours d'une suspension de deux heures) (Tableau 1).

Si le même criquet „entraîné" est suspendu avec des animaux aptes à voler une centaine de minutes en vol discontinu, les réactions sont un peu plus nombreuses bien que les vols élémentaires ne soient guère plus longs. La durée de vol induite est supérieure à celle obtenue dans le cas précédent (b/sb = 6,456). L'augmentation de la durée de vol est inférieure à celle obtenue par un criquet apte à voler seul pendant 60 minutes et suspendu en essaim avec des criquets de même tendance au vol (Tableau 1).

Groupé avec des criquets volant sans arrêt au cours du test, le criquet „entraîné" (durée de vol A égale à 60 minutes) a un vol plus dense que s'il

est suspendu seul mais nettement moins que s'il fait partie d'un essaim dont chacun des éléments à la même tendance au vol que lui (Tableau 1).

Nous avons également voulu connaître l'effet d'entraînement possible entre des criquets aptes à voler de façon continue pendant des heures (MICHEL, 1970). Nous avons pour cela testé des criquets élevés en groupes denses depuis de nombreuses générations. Ces criquets sont suspendus isolément dans des enceintes. Une partie de ceux qui volent sans s'arrêter au cours du test de deux heures sont groupés en essaim artificiel 6 heures après. Les autres criquets sont suspendus isolément comme témoins. Les animaux ne sont décrochés des manèges qu'une heure au moins après qu'ils se soient d'eux-mêmes arrêtés de voler. La durée moyenne de vol des criquets témoins est de 514 minutes. Celle des criquets groupés en essaim est de 638 minutes. La différence est très inférieure à celle qui existe avec des animaux ayant une bonne tendance au vol mais une activité intermittente (Tableau 1).

3. EXEMPLES D'INTERACTIONS

Afin de mieux comprendre les phénomènes d'interaction dans un essaim artificiel, nous avons été amenés à simplifier les conditions expérimentales en réduisant le nombre de criquets suspendus simultanément aux manèges à deux ou à trois.

L'écart minimum entre deux criquets voisins est ici de 40 cm, l'écart maximum est de 135 cm. Entre chaque „anneau" de vol se trouve un disque de polystyrène expansé (épaisseur 4 mm) largement percé en son centre. Ce disque supprime les remous d'air causés par le déplacement des criquets.

Nous citerons ci-dessous quelques exemples simples.

Le temps de latence séparant la séquence comportementale „active" du criquet-entraîneur de la „réponse" du criquet-entraîné, varie entre quelques dixièmes de seconde et quelques minutes. Cela dépend de la qualité du comportement du premier et du degré d'excitabilité du second. C'est pourquoi les schémas représentés (Fig. 2) servant seulement à montrer le principe de quelques interactions typiques ne comportent pas d'échelle de temps.

2 Criquets:

1. L'envol du criquet 1 a suscité l'envol du criquet 2.
2. L'arrêt du criquet 1 a entraîné l'envol du criquet 2.
3. Le vol continu souvent bruyant du criquet 1 entraîne le criquet 2.
4. Sommation au départ des excitations provoquées par le criquet 1. Le criquet 2 est de plus en plus entraîné et vole de façon continue. La cessation de vol du criquet 1 entraîne celle du criquet 2.

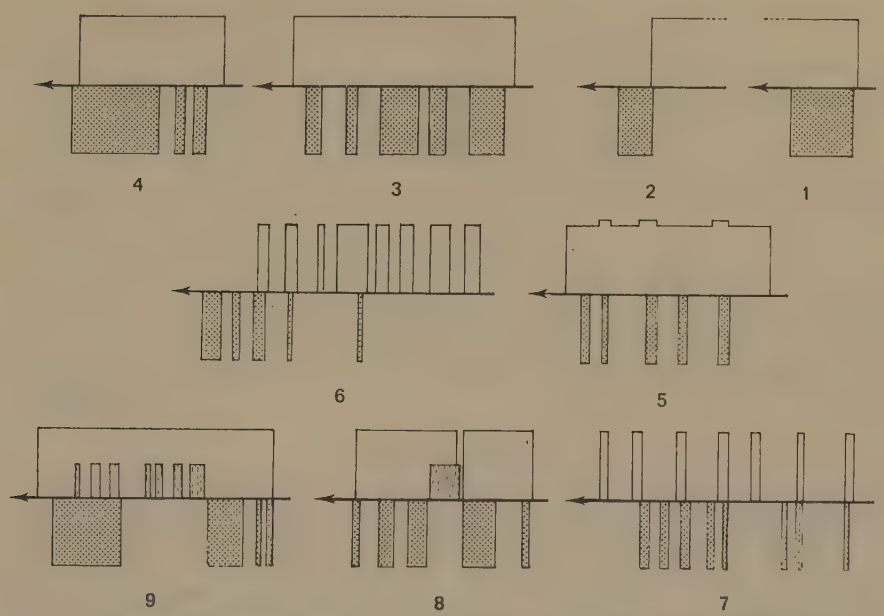


Fig. 2. Exemples de comportements de vol engendrés par des interrelations vibratoires. (D'après des enregistrements. Pour simplifier, on a uniformisé les vitesses de déplacement) case blanche: vol du criquet "entraineur" (I), case pointillée: vol du criquet "entrainé" (II), case striée: vol du criquet "entrainé" (III).

5. Il arrive que le vol du criquet 2 induit par le vol continu du criquet 1 accroisse légèrement la vitesse du criquet 1.
6. Sommation, le criquet 1 qui n'a pas une tendance soutenue à voler déclenche par ses nombreux démarrages et arrêts de vol une série de réactions d'envol de la part du criquet 2.
7. La sommation progressive des effets du criquet 1 entraîne une excitation de plus en plus persistante sur le criquet 2.
8. Le criquet 1 entraîne en s'envolant le criquet 2 qui vole peu; la sommation l'entraîne à nouveau et pour plus longtemps mais, dès que le criquet 1 cesse de voler quelques instants, le criquet 2 s'arrête. L'arrêt de ces deux criquets entraîne le démarrage d'un criquet 3 ce qui cause l'envol du criquet 1. L'arrêt ultérieur du criquet 3 déclenche la reprise du vol du criquet 2. Il y a alors sommation des effets du criquet 1 sur le criquet 2 mais dès que le criquet 1 s'arrête, le criquet 2 s'arrête aussi.
9. Le criquet 1 entraîne de plus en plus le criquet 2 dont l'arrêt de vol enclenche une série d'envols du criquet 3. La reprise de vol continu du criquet 2 cause une série de vols courts du criquet 3; cette série s'arrête avec l'arrêt de vol du criquet 2 *etc.*...

Ces exemples montrent qu'il existe des relations complexes entre le comportement de criquets ayant la possibilité de voler simultanément dans une même enceinte isolée. Ces relations sont de nature vibratoire et ne sont pas dues aux remous d'air causés par le déplacement des criquets.

Il peut y avoir réaction différée entre le comportement du criquet entraîneur et celui du criquet entraîné ce qui peut dans certains cas relever d'une nécessité de sommation des excitations.

L'envol et le vol même du criquet entraîné peuvent retentir sur l'activité du criquet entraîneur, il peut y avoir interaction entre les criquets. Ce qui laisse aux termes utilisés une valeur toute descriptive momentanée: chaque criquet d'un ensemble peut jouer successivement les rôles d'entraîneur et d'entraîné.

DISCUSSION

Nous avons vu que si un criquet suspendu à un manège, seul dans une enceinte obscure, vole de façon intermittente, la durée de vol est inférieure à celle qu'il peut avoir à l'intérieur d'un essaim artificiel. L'augmentation de la durée de vol est d'autant plus grande que la tendance au vol du criquet est elle-même importante, c'est à dire qu'il peut voler davantage, isolé au cours d'une suspension.

Sachant que la tendance au vol croît avec le vieillissement, du moins jusqu'à l'époque des premières pontes où le vol devient souvent continu (Michel, 1969), on peut se poser la question de savoir si l'augmentation de la durée de vol lorsqu'il est intermittent est dû à un abaissement progressif du seuil d'enclenchement du vol par les vibrations émises par les criquets voisins ou bien si on doit mettre en cause un développement morphologique qui s'achève peu à peu. La rigidité de la cuticule et le développement des muscles alaires améliorent progressivement les possibilités de vol. Mais ceci se produit dès les premiers jours de la vie imaginale. Vers le 8ème jour, âge auquel nous commençons à tester les criquets, les améliorations de cette nature deviennent très faibles (Weis Fogh, 1952). Elles ne suffisent plus à expliquer les différences de réaction.

Les expériences en essaim artificiel montrent d'ailleurs que si le criquet de faible tendance au vol „répondait" aux bruits d'envol des autres criquets de l'essaim artificiel par de nombreux vols mêmes courts, on pourrait admettre qu'il est excité mais qu'il ne peut pas voler longtemps pour des raisons de résistance musculaire par exemple. Or non seulement ses vols sont trop courts pour que puissent être invoquées ces raisons, mais ils restent peu nombreux, ce qui montre bien que le seuil d'enclenchement de vol par les vibrations est élevé.

Nous avons rappelé que la tendance au vol des criquets passait par des maxima et par des minima et que des individus pouvaient avoir une forte tendance globale à voler tandis que d'autres en avaient une faible (MICHEL, 1969).

Les réactions obtenues avec de jeunes adultes à cuticule encore incomplètement durcie et celles obtenues avec des adultes à cuticule parfaitement dure sont analogues ce qui confirme notre opinion.

Lorsque la tendance au vol est telle que celui-ci cesse d'être intermittent et devient continu (15ème jour environ), la différence de durée de vol entre les animaux suspendus isolément et ceux qui sont groupés en essaim artificiel diminue. La réactivité au vol de groupe deviendrait-elle moins importante?

En fait, lorsqu'un criquet capable de vol intermittent se trouve dans un essaim artificiel, il est moins excité par des criquets en vol ininterrompu que par ceux qui ont souvent des séquences de vol. Ceci peut provenir de l'absence fréquente du bruit particulier des battements d'ailes sur les pattes métathoraciques allongées en arrière dans le cas des vols continus. L'observation directe montre que cette posture caractérise les courtes séquences d'activité. Au contraire, lors des vols soutenus, ce bruit est atténué ou même inexistant quand l'insecte adopte l'attitude: pattes repliées contre le corps, antennes tendues en oblique vers l'avant. De plus, nous l'avons mis en évidence, les vols soutenus même accompagnés de ce bruit particulier sont moins entraînants que de fréquents envols et arrêts de vol. La moindre efficacité des bons voiliers sur les individus capables seulement de vol intermittent peut donc aussi provenir de l'absence des envols et des arrêts de vol qui introduisent autant de changements dans l'ambiance acoustique où se trouvent les criquets testés. Nos expériences effectuées avec un à trois criquets suspendus simultanément prouvent en effet que les envols sont très efficaces pour engendrer le vol chez des criquets avoisinants. Ils introduisent une variation brusque dans l'ambiance acoustique; le bruit des battements d'ailes est souvent élevé au tout début du vol.

Les arrêts de vol introduisent aussi une variation importante dans l'ambiance sonore, ils sont souvent précédés de bruits de battements d'ailes importants. Si le vol est silencieux jusqu'au moment où ont lieu les bruits de battements d'ailes; ils peuvent induire l'envol des criquets voisins. Si au contraire, le vol est bruyant, l'arrêt de vol peut causer l'arrêt de criquets voisins.

Quand les criquets sont aptes à effectuer de longs vols, seule, en général, l'activité déployée au cours de la dernière heure ou des deux dernières heures est intermittente et donc particulièrement efficace pour les criquets voisins.

Tout ceci explique pourquoi un criquet de faible tendance au vol manifeste

moins d'activité s'il est suspendu en essaim avec des criquets volant de façon continue que s'il est testé avec des criquets capables de nombreux vols de courte durée. Cela explique aussi pourquoi la différence d'activité existant entre des criquets aptes à voler de façon continue reste assez faible qu'ils soient suspendus isolément ou en groupe. L'intercommunication la plus active ne peut avoir lieu qu'au cours des toutes dernieres heures où l'animal peut voler.

D'autre part, les importantes modifications du système neuroendocrinien des criquets qui volent pendant longtemps (HIGHNAM & HASKELL, 1964), la fatigue musculaire et l'incidence du taux de réserves mobilisables (BEENAKKERS, 1965) contribuent probablement à empêcher les individus de réagir très longtemps et de meilleure façon aux excitations dues à la proximité de criquets en vol.

Les résultats similaires obtenus avec des criquets de souche isolée ou de souche groupée montrent qu'à possibilités de vol égales, le degré d'excitabilité et les performances sont voisins. Si on admet que la sensibilité des récepteurs est comparable chez les individus des deux phases (HASKELL, 1962; BUSNEL & BURKHARDT, 1962), la valeur de la tendance au vol régit à elle seule l'activité de vol et le degré de réaction de vol aux excitations vibratoires.

Il ressort des faits rapportés ci-dessus que les changements dans l'ambiance sonore causés par les envols et les arrêts de vol, et les vibrations dues à l'impact des ailes sur les pattes arrières sont dynamogéniques. Ils engendrent le vol ou contribuent à son entretien chez les criquets avoisinants. Notons que l'efficacité des envols et de certains arrêts de vol est certainement renforcée par le fait que c'est, entre autre, à ce moment de l'activité de vol que se produisent les impacts des ailes sur les pattes métathoraciques.

Cet impact produit à la cadence de 17 à 20 chocs par seconde (HASKELL, 1957) est d'une grande intensité; sa structure peut être comparée à une suite de „transitoires" dont on connait la valeur réactogène chez les insectes. Elles peuvent provoquer des battements d'ailes (BUSNEL, DUMORTIER & BUSNEL, 1959) et des comportements d'envol pouvant mener à des vols continus chez les criquets. (AUGER & FESSARD, 1928; BUSNEL & BUSNEL, 1956; MICHEL, 1964).

70% de l'énergie du son dû à l'impact des ailes sur les pattes arrières se trouve compris entre 3, 5 et 5 Kc/s (HASKELL, 1957). Les fréquences les plus efficaces pour les organes tympaniques étant comprises entre 4 et 9 Kc/s (KATSUKI & SUGA, 1960), la nature de ce stimulus doit être essentiellement acoustique; néanmoins d'autres récepteurs peuvent contribuer aux réactions comportementales de ces insectes ainsi qu'il ressort de diverses études électrophysiologiques (PUMPHREY & RAWDON-SMITH, 1936; BUSNEL, DUMORTIER &

BUSNEL, 1956; BUSNEL & BURKHARDT, 1962; YANAGISAWA, HASHIMOTO & KATSUKI, 1967). Des expériences effectuées avec des enregistrements sur bande magnétique, analysés à l'oscilloscope et au sonograph nous permettront peut-être d'approfondir le sujet.

Nos résultats permettent d'infirmer l'idée selon laquelle les vibrations causées par les battements d'ailes ne peuvent à aucun moment contribuer à l'entretien du vol chez *Schistocerca gregaria* (WEIS FOGH, 1956).

Il existe un phénomène particulier d'intercommunication de nature vibratoire entrant en jeu dans le comportement de vol des criquets. Ceci se retrouve d'ailleurs chez d'autres insectes (WILSON, 1968).

Nous montrons ici l'efficacité d'entraînement au vol des vibrations émises lors des envols et parfois des arrêts de vol. Nul doute que dans la nature, la période pendant laquelle les criquets après s'être réchauffés le matin, volètent en tous sens, s'envolant et se posant sans cesse (milling) ne soit particulièrement efficace pour élever la tendance au vol de l'ensemble des criquets [1]).

Bientôt ceux-ci volent plus longtemps et par groupes entiers (surging) avant que l'essaim ne s'élève adoptant une direction générale de déplacement (KENNEDY, 1951).

Dans la nature, l'efficacité dynamogénique des envols contribue certainement à homogénéiser le départ des essaims bien que le contact tarsien diminue la valeur des stimuli acoustiques (BUSNEL & BUSNEL, 1956). En fait, le niveau d'excitabilité atteint par les individus d'un essaim doit être très supérieur à ce qu'il est chez les animaux de laboratoire.

Nous avons aussi établi que même lors des grands déplacements en altitude, les vibrations émises par les criquets en vol peuvent, au moins dans certaines conditions de densité, augmenter le potentiel de vol des individus les moins vigoureux et par là même accroître les possibilités de déplacement de l'ensemble des criquets d'un essaim.

Cet effet d'entretien du vol doit s'ajouter à l'effet de bordure (edge effect) décrit par WALOFF (1958, 1967) et contribuer à maintenir la cohésion des essaims.

Des stimulations visuelles interviennent très probablement dans le comportement des criquets se trouvant à la périphérie des essaims. Ces stimulations visuelles peuvent également entrer en jeu lors des envols et lors des déplacements en altitude, mais nous prouvons ici qu'elles ne sont pas

---

1) Indépendamment de l'élévation de la température du corps par les muscles alaires (WEIS FOGH, 1964).

seules à jouer un rôle. Les phénomènes vibratoires constituent dans les essaims de criquets, à l'envol et lors du vol un facteur de cohésion particulièrement important sans doute lors des migrations nocturnes.

RÉSUMÉ

A l'obscurité, des criquets suspendus individuellement à des manèges en essaim artificiel dans une enceinte isolée ont une tendance au vol nettement accrue par rapport à celle dont ils font preuve en vol isolé.

L'effet du groupement en essaim artificiel augmente progressivement et atteint son maximum avant l'apparition des vols soutenus, il diminue ensuite.

L'augmentation de l'activité se manifeste par un accroissement de la durée et du nombre de vols élémentaires et parfois par une vitesse de déplacement supérieure.

Pour une tendance au vol donnée, l'influence du groupement en essaim est indépendante de l'état phasaire des individus.

Le groupement en essaim engendre une activité de vol relativement plus importante si la tendance à voler des animaux est élevée car ils sont plus excitables, excepté à l'époque des vols continus.

La suspension individuelle de 2 ou 3 criquets simultanément dans une enceinte a permis d'approcher certains aspects du mécanisme des interrelations phonocinétiques.

Les vols intermittents engendrent davantage le vol qu'un déplacement continu. Un vol régulier et silencieux est moins efficace qu'un vol bruyant.

Les envols sont très dynamogéniques. Les arrêts de vol peuvent engendrer des envols mais aussi des arrêts de vol selon qu'ils terminent un vol silencieux ou bruyant.

Le plus souvent, un criquet est à la fois entraîneur et entraîné.

La formation d'essaims artificiels composés à quantité égale de mâles et de femelles n'a pas montré de différences avec les essaims unisexués. L'olfaction ne semble jouer aucun rôle dans la mobilité des essaims.

Les interrelations phonocinétiques contribuent très probablement à homogénéiser le départ des essaims dans la nature, à augmenter leurs possibilités de vol et à maintenir leur cohésion quand ils se déplacent, notamment la nuit.

REFERENCES

Albrecht, F.O. (1967). Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens Migrateurs. — Masson Ed. Paris.

Auger, D. & Fessard, A. (1928). Observations sur l'excitabilité de l'organe tympanique du criquet. — C.R. Soc. Biol. 99, p. 400-401.

Beenakkers, A. M. T. (1965). Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. — J. Ins. Physiol. 11, p. 879-888.

Busnel, M. C. & Burkhardt, D. (1962). An electrophysiological study of the phonokinétic reaction in *Locusta migratoria migratorioides* (L.) — Symp. Zool. Soc. Lond. 7, p. 13-44.

—— & Busnel, R. G. (1956). Sur une phonocinèse de certains Acridiens à des signaux acoustiques synthétiques. — C.R. Acad. Sc. 242, p. 292-293.

——, Dumortier, B. & Busnel, R. G. (1959). Recherches sur la phonocinèse de certains insectes. — Bull. Soc. Zool. Fr. 5-6, 351-370.

Gunn, D. *et al.* (1948). Behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in Kenya in relation to aircraft spraying. — Anti-locust Bull. 3, p. 1-20.

Haskell, P. T. (1957). The influence of flight noise on behaviour in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). — J. Ins. Physiol. 1, p. 52-75.

—— (1962). Sensory factors influencing phase change in Locusts. — Coll. Int. C.N.R.S. Paris 114, p. 145-159.

Highnam, K. C. & Haskell, P. T. (1964). The endocrine systems of isolated and

crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oocyte growth, and the effects of flying upon maturation. — J. Ins. Physiol. 10, p. 849-864.

KATSUKI, Y. & SUGA, N. (1960). Neural mechanism of hearing in insects. — J. Exp. Biol. 37, 279-290.

KENNEDY, J. S. (1951). The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* — Forsk). I — The behaviour of swarms; II — A theory of long range migrations. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 625, 235, 163-290.

LEPINEY, J. De (1928). Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* (Forsk) au cours des vols. — Rev. Path. Veg. et Ent. Ag. 82-96.

MICHEL, R. (1969). Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria.* Forsk). — Rev. Comp. An. 3, 46-65.

—— (1969). Etude expérimentale de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). — Rev. Comp. An. 4, p. 3-21.

—— (1970). Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le Criquet Pélerin, *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations. — Ins. Soc. 17, p. 21-38.

—— (1970). Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalier du Criquet Pélerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) élevé en groupe ou en isolement. — Behaviour 36, p. 286-299.

NORRIS, M. J. (1954) — Sexual maturation in the Desert Locust (*Schistocera gregaria* Forsk). — Anti-Locust Bull. 18, p. 1-44.

—— (1967) — Some group effects on reproduction in locusts. — Coll. Int. Cent. Rech. Sci. 173, p. 147-161.

PREDTECHENSKY, S. A. (1935). Studies in the Desert Locust in Central Asia and Transcaucasus in 1929-1930 (en Russe avec résumé Anglais). — Bull. Pl. Prot. Leningr. (Ent) 11, p. 75-340.

PUMPHREY, R. J. & RAWDON-SMITH, A. F. (1936). Sensitivity of insects to sound. — Nature London 137, 990.

RAINEY, R. C. (1955). Observation of Desert Locust swarms by radar. — Nature, p. 175-77.

—— (1958a). Atmospheric movements and the biology of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). — Proc. Linn. Soc. Lond. 169, p. 73-74.

—— (1958b). Some observations on flying locust and atmospheric turbulence in eastern Africa. — Quart. J.R. Met. Soc. 84, 334-354.

—— (1962). Some effects of environmental factors on movements and phase change of locust populations in the field. — Coll. Int. C.N.R.S. Paris 114, 175-199.

—— (1963). Meteorology and the migration of Desert Locusts. — W.M.O. 138 T.P. 64 (Anti-Locust memoir 7) p. 1-115.

—— (1967). Radar observations of Locusts swarms. — Science 157, 3784, p. 98-99.

—— (1969). Effects of atmospheric conditions on insect movement. — Quart. Journ. Roy Met. Soc. 95, 404, p. 424-434.

REGNIER, P. R. (1931). Les invasions d'acridiens au Maroc de 1927 à 1931. — Dir. Gén. Afr. Déf. Cult. Rabat. 3.

UVAROV, B. P. (1923). Quelques problèmes de la biologie des sauterelles. — Ann. Epiphyt. 9, p. 84-108.

—— (1928). Locusts and Grasshoppers. A Handbook for their study and control. — London.

—— (1966). Grasshoppers and Locusts. A Handbook of general acridology. — Cambridge University Press.

—— (1967). In ALBRECHT, 1967.

VAYSSIERES, P. (1920a). La lutte contre le criquet Marocain en Crau en 1920. — Ann. Epiph. VII, p. 114-167.

—— (1920b). Observations biologiques sur *Dociostaurus maroccanus* en Crau. — Bull. Soc. Zool. Fr. 44, p. 359-363.

Volkonsky M. (1942). Observations sur le comportement du Criquet Pélerin (*Schistocera gregaria.* Forsk) dans le Sahara Algéro-nigérien. — Arch. Inst. Pasteur Alger 20, p. 236-248.

Waloff, Z. (1946). A long range migration of the Desert Locust from southern Marocco to Portugal, with an analysis of concurrent weather conditions. — Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 21, p. 81-84.

—— (1958). The behaviour of locusts in migrating swarms. — X Congr. Int. Ent. Montreal (1956) 2, p. 567-569.

—— (1962). Flight activity of different phases of the Desert Locust in relation to plague dynamics. — Coll. Int. C.N.R.S. Paris, 114, p. 201-216.

—— (1963). Field studies on solitary and transiens Desert Locusts in the Red Sea area. — Anti-Locust Bull. 40.

—— (1967). In Albrecht, 1967.

—— & Rainey (1951). Field studies on factors affecting the displacements of the Desert Locust swarms in Eastern Africa. — Anti-Locust Bull. 9, p. 1-50.

Weis Fogh, T. (1952). Fat combustion and metabolic rate in flying locusts *Schistocerca gregaria.* Forsk). — Phil. Trans. B. 237, p. 1-36.

—— (1956). Biology and physics of Locust Flight. II Flight performance of the Desert Locust. — Phil. Tr. Roy. Soc. Lond. B 667, p. 459-510.

—— (1964). Lift and metabolic rate of flying Locusts. — J. Exp. Biol. 41, p. 257-271.

Wilson, D. (1968). The nervous control of insect flight and related behaviour. Advances in insect physiology 5. — Acad. Press. Lond. N. York.

Yanagisawa, K., Hashimoto, T. & Katsuki, Y. (1967). Frequency discrimination in the central nerve cords of Locusts. — J. Ins. Physiol. 13, 635-643.

SUMMARY

— The flying tendency of *Schistocerca gregaria* imagos hanging on individual roundabouts, is higher in an artificial swarm than when flying alone. The effect of grouping locusts in a swarm increases progressively and reaches its maximum before continuous flying occurs, and decreases afterwards.

— Increase in activity is revealed by increases in length and number of elementary flights and, sometimes, increased speed.

— Grouping in swarms results in a comparatively more important flying activity if individual flying tendency is already high, as locusts are then more excitable. However, this is not true during the continuous flying period.

— For a given flying tendency, the increase in the length of activity due to being in swarms is independent of the locusts' phase.

— Individual hanging of 2 or 3 Locusts at the same time in the same enclosure has allowed the author to study certain aspects of a phonokinetic interrelations mechanism.

— Taking flight is very dynamogenic. Stopping flying in locusts can cause neighbouring locusts either stop or start, depending on whether the former are ending a silent or a noisy flight.

— Intermittent flights stimulate flying more than continuous flying does. A regular and short flight is less efficacious than a noisy one.

— Generally, one locust is stimulator and stimulated at the same time (leader and follower).

— Forming artificial swarms composed of an equal number of males and females did not show any differences from unisexual swarms. Olfaction does not seem to play any part in swarm flight control.

— Phonokinetic interrelations contribute most probably to homogenising swarm take off in the field, to increasing their flight power and to maintaining their cohesion when on the move, especially at night.

note n° 6

Rev. Comp. Animal — T. 4 — 3e trim. 1970 — pp. 3 à 21 — Crépin-Leblond et Cie, Edit. Paris

ÉTUDE EXPERIMENTALE DE L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE ET DE LA TEMPERATURE SUR LA TENDANCE AU VOL DU CRIQUET PELERIN (*SCHISTOCERCA GREGARIA* FORSK)

par R. MICHEL

Laboratoire de Psychophysiologie
Faculté des Sciences, Rennes

RESUME .. 4

INTRODUCTION .. 4

MATERIEL ET METHODE .. 5

RESULTATS .. 6

1. INFLUENCE DE LA LUMIERE SUR LA TENDANCE AU VOL DU CRIQUET PELERIN .. 6

A — ACTION DE LA LUMIERE DES CAGES DE PRETRAITEMENT .. 6

B — ACTION DE LA LUMIERE AU COURS DES SUSPENSIONS DANS LES ENCEINTES DE VOL .. 6

a) Vol à la lumière artificielle d'animaux éclairés au préalable pendant deux heures dans les cages de prétraitement .. 6

b) Action de la lumière naturelle sur l'expression quantitative du vol .. 9

2. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA TENDANCE AU VOL DU CRIQUET PELERIN .. 10

A — ACTION DE LA TEMPERATURE DES CAGES DE PRETRAITEMENT .. 10

a) Cage de prétraitement à 30° .. 11

b) Cage de pretraitement à 40° .. 12

B — ACTION DE LA TEMPERATURE AU COURS DES SUSPENSIONS DANS LES ENCEINTES DE VOL .. 15

DISCUSSION .. 16

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .. 20

Résumé

Nous avons étudié le rôle joué par l'intensité et la qualité de la lumière à laquelle ont été exposés les criquets lors de leurs suspensions individuelles en enceintes isolées. La lumière au tungstène et la lumière naturelle inhibent partiellement le vol des criquets.

L'inhibition due à la lumière naturelle est relativement faible comparée à celle engendrée par la lumière au tungstène. La qualité de la lumière joue un rôle considérable.

Cette inhibition est aussi fonction de l'intensité du flux lumineux.

La tendance fondamentale des criquets est de voler à l'obscurité mais les états métaboliques et neuroendocriniens liés à l'âge, au sexe et au groupement modifient l'effet inhibiteur de la lumière.

Les mâles sont plus inhibés que les femelles : les jeunes adultes plus que ceux qui approchent de la maturité sexuelle.

Les vols soutenus ont lieu chez les deux sexes, mais seulement quand la tendance au vol est très forte.

Les criquets soumis à l'état adulte, à une photopériode identique à celle des cas précédents mais à une température diurne de 30°, ont une tendance au vol d'abord amoindrie mais à maturité la différence a nettement diminué. L'activité de ponte est ralentie. A 40° les insectes volent davantage qu'à 35° (température témoin) et atteignent plus tôt la période d'activité maximum (supérieure chez les mâles). Cette période est raccourcie. L'activité de ponte est accélérée.

Des criquets à cuticule bien durcie, issus d'une cage à 35° et suspendus dans une enceinte à 30 ou 41°, ne présentent pas de différences notables dans l'expression du vol.

Summary

Experiences with locusts subjects, since their imaginal ecdysis, to the same photoperiod, but with different light intensities, dit not show any significant differences in the results in respect to their tendency to fly. Probably secondary phenomena, such as phototropism and group effect have modified the experimental data.

The role played by the light intensity and quality during individual suspensions in isolated enclosures has been studied.

— all tungsten lamps partially inhibit the locusts flights. This inhibition varies in function of the light intensity and of the individual age and sex. Males are more inhibited than females ; and young imagos more than those nearing sexual maturity.

— the « starting flight » and the « main flight » exist. Sustained flights occur in categories G_1 and G_2 for both sexes, but only when their tendency to fly is at a maximum. Category G_3 : insects always show a reduced activity.

— if the locusts are suspended in light after several hours in total darkness, flight activity is more important,, but the differences is that starting flight especially is more important.

Sunlight partially inhibits the young imagos tendency to fly. This inhibition decreases until it practically disappears in category G_1 and G_2, older imagos, especially in females.

Considering the important intensity differences used in our experiences, sunlight inhibition is extremely feeble, compared to artificial light inhibition. The quality of the light plays therefore an important role.

We have shown that metabolic states linked with age sexe and grouping, modify the inhibitory effect of light.

Experiences on flying in darkness and at 30° or 40° C with locust in the same photoperiod, when in their cages, as the controls, have given the following results :

— at 30° C, category G_1 and G_2 locusts fly less during the first few suspensions.

This difference increases, then becomes more or less constant, then declines, without however disappearing, when activity is maximum.

Category G_3 : locusts show a later and lower level of activity. The types of flight observed however are the same as before. Oviposition has been slowed down.

— at 40° C, category G_1 and G_2 : locusts fly more right from the beginning, but reach their maximum earlier. Males fly a little more than females during the greater activity period. The activity periods are greatly shortened ; for the 3rd category the first activity spikes merge. Oviposition is accelerated.

We have not studied systmatically the action of temperature during suspensions, but we have remarked the following facts :

— locusts with a well hardened cuticle, coming from a cage at 35° C, and suspended in an enclosure at 30° at 41° C, do not show any noteworthy differences in their flight.

— if the cuticle is firm but still supple and still very permeable to water (6 to 10 days old locusts) at 44-45° C, 2/3 of the males and 1/3 of the females die during a 2 hours suspension.

— female locusts suspended for 2 hours during their greater activity period, fly, at 45° C without stop, althought their speed has considerably lessened during flight.

INTRODUCTION

Tous les observateurs de terrain ont, à la suite de UVAROV (1928), constaté que si la tendance au vol des Criquets pèlerins est très importante chez les grégaires, elle est relativement faible chez les solitaires. D'autre part, les conditions dans lesquelles se déplacent ces deux phases extrêmes sont différentes : les individus de populations denses volent le plus souvent

au cours de la journée (Gunn, Perry et Al, 1948 ; Waloff et Rainey, 1951 ; Kennedy, 1951 ; Ellis et Ashall, 1957 ; Waloff, 1962 ; Rainey, 1963), alors que les populations dispersées se déplacent essentiellement la nuit (Rao, 1937 ; Waloff, 1962, 1963 ; Roffey, 1963). On sait cependant que des populations très denses peuvent parfaitement se déplacer la nuit si la température est suffisante (Lepiney, 1928 ; Uvarov, 1928 ; Regnier, 1931 ; Kennedy, 1951). On sait aussi que des populations de faible densité peuvent parfois se déplacer le jour (Regnier, 1931 ; Rao, 1937 ; Kennedy, 1939 ; Roffey, 1963).

Il est permis de penser qu'une association de stimuli chez les individus vivant en groupes denses (température, vue, ouie, contact) compense naturellement l'effet inhibiteur de la lumière sur la tendance au vol. Cette inhibition photique ne peut alors apparaître que dans les conditions particulières du laboratoire où l'animal est soustrait à l'action de ces divers facteurs, et en particulier à l'effet immédiat du groupement. En revanche le Criquet pèlerin isolé laisserait apparaître plus aisément l'inhibition causée par la lumière.

La présente note exposera les expériences destinées à préciser quantitativement les rôles respectifs de la lumière et de la température sur la tendance au vol de *Schistocerca gregaria* élevé au laboratoire à forte densité. Aucune autre étude approfondie n'a été menée en ce sens. Seul Weis Fogh a fourni, mais de manière succincte, des indications sur l'influence de la température sur le vol des Criquets (1956-1964) ; ses recherches au sujet du facteur lumière sont restées, elles aussi, très limitées (1956).

MATERIEL ET METHODE

Nos conditions d'élevage à forte densité, notre protocole expérimental et les méthodes d'enregistrement ayant déjà été exposés dans un précédent mémoire (Michel, 1969), nous préciserons seulement les faits suivants :

Les animaux sont suivis individuellement au cours de leur vie grâce à une étiquette colorée et chiffrée, fixée à leur agrafe de suspension. Ils volent deux heures après le début de leur période nycthémérale « diurne » ; les suspensions aux manèges individuels (130 cm de diamètre) sont de deux heures tous les deux jours dans des enceintes isolées.

Les parois internes (latérales, supérieures et inférieures) des enceintes individuelles de vol sont d'un blanc mat uniforme et la lumière y est réfléchie de manière égale sans zone de brillance (facteur de luminance $\beta = 1$, entre 4.000 et 7.000 Å).

— Chaque enceinte est éclairée par une ampoule au tungstène située à la verticale de l'axe du bras du manège et sensiblement au niveau du criquet.

— Le centre de chaque enceinte est percé de façon à créer une sorte de « cheminée » grâce à leur superposition. Ce dispositif s'est révélé efficace pour éliminer les variations thermiques liées aux lampes (la température reste constante dans les enceintes pendant toute l'expérience).

Les résultats obtenus nous ont amené comme lors des expériences à l'obscurité (Michel, 1969), à classer nos Criquets en quatre catégories pour une plus grande commodité de l'exposé. Les comparaisons de la tendance au vol à l'obscurité et à la lumière sont ainsi grandement facilitées.

Les critères de cette classification sont : la valeur relative du premier maximum d'activité, la durée de la maturation sexuelle, la rapidité de croissance de la durée de vol au cours du vieillissement du Criquet.

Rappelons les caractéristiques des quatre catégories G 1, G 2, G3 et G 4 (G : insectes groupés), distinguées lors de nos expériences de référence à l'obscurité.

— Ceux qui atteignent une activité maximum de manière progressive mais directe. Deux catégories peuvent être reconnues.

a) Les insectes dont l'activité est très intense mais diminue vite. Catégorie G 1 qui représente environ 21 % des femelles et 15 % des mâles.

b) Les insectes dont l'activité est moins intense mais dure plus longtemps. C'est la catégorie G 2 qui représente 31 % des femelles et 25 % des mâles.

— Ceux qui ont une activité maximum nettement inférieure à celle exprimée par les groupes précédents. Ce maximum est atteint par paliers successifs.

L'activité décroît néanmoins assez rapidement. Ces insectes forment le groupe G 3, qui représente 35 % des femelles et 42 % des mâles.

— La catégorie G 4 est constituée d'animaux ne présentant qu'une activité de vol nulle ou anarchique. Cette catégorie comprend 13 % des femelles et 18 % des mâles.

RESULTATS

Influence de la lumiere sur la tendance au vol du criquet pelerin

Action de la lumière des cages de prétraitement

Des expériences menées avec des Criquets soumis depuis la mue imaginale à la même photothermopériode mais à des intensités lumineuses différentes n'ont pas donné de résultats significativement différents quant à l'expression de la tendance au vol. Sans doute des phénomènes secondaires, tels que le phototropisme et l'effet de groupe, ont modifié les conditions expérimentales.

En effet, si la source lumineuse est à l'extérieur de la cage, il en résulte un groupement de Criquets au plus près de cette source. Si la source lumineuse se trouve à l'intérieur de la cage, les Criquets, pour de faibles éclairements, stationnent dessus ou sur le dispositif destiné à les en séparer.

Dans les deux cas le flux lumineux reçu par les Criquets risque d'être modifié. Il faudrait que les Criquets soient placés dans une enceinte à parois translucides, également éclairée sur toutes ses faces.

Action de la lumière au cours des suspensions dans les enceintes de vol

Vol à la lumière artificielle d'animaux éclairés au préalable pendant deux heures dans les cages de prétraitement.

Les Criquets sont soumis au cours des suspensions à un flux lumineux artificiel de même qualité et de même intensité que celui de la cage de prétraitement (mesures au luxmètre Guerpillon 490).

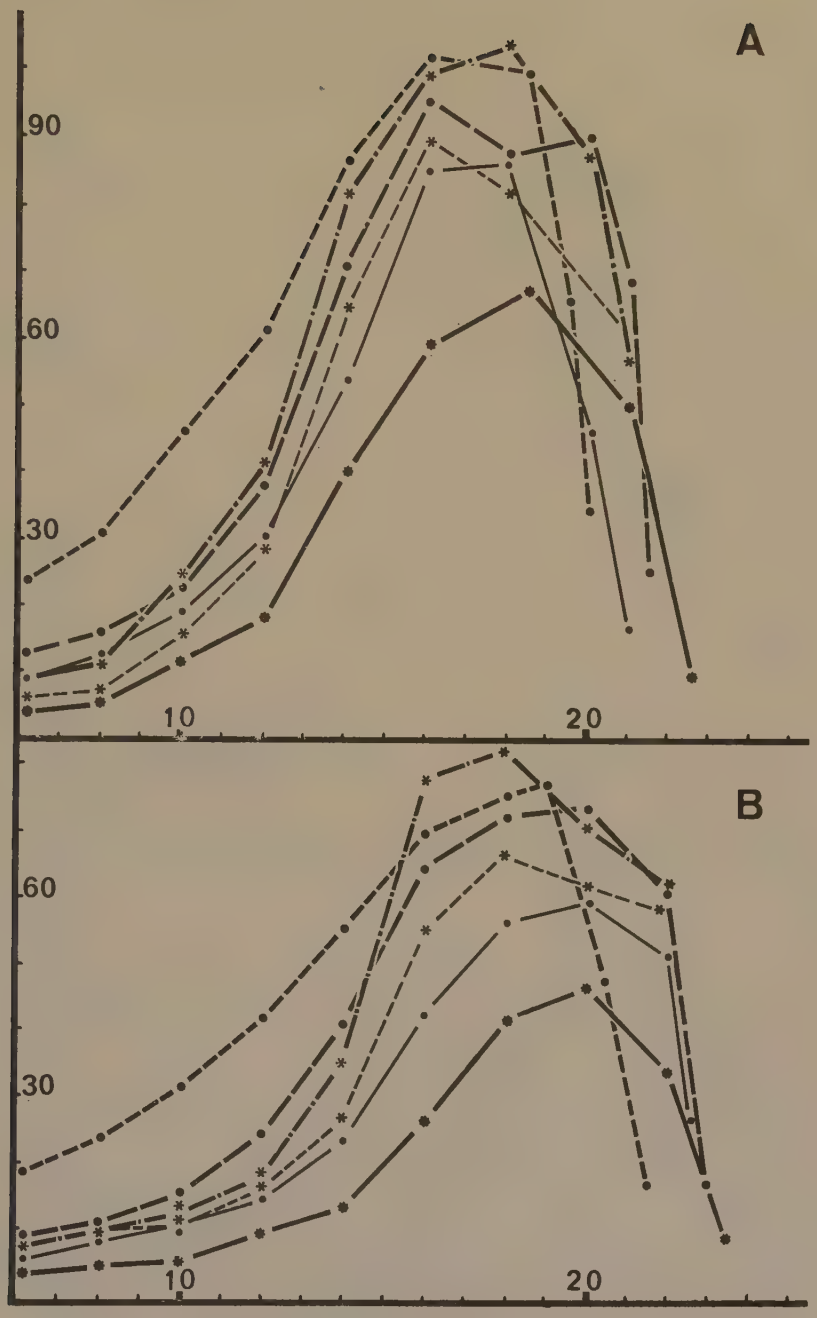
Flux de 1.000 *lux.*

Les femelles volent beaucoup moins longtemps qu'à l'obscurité, surtout lors des premières suspensions. La différence diminue au fur et à mesure de l'élévation de la tendance au vol (Michel, 1969) surtout pendant la période des vols continus mais sans toutefois disparaître.

En catégorie G 1 la durée de vol est sensiblement égale, au dixième jour, au quart de la durée d'un vol à l'obscurité. Au maximum de la capacité de vol, elle en est les 3/5. L'activité des jeunes adultes se limite au vol d'entrée (5 à 10 minutes). Puis, au cours du vieillissement, le vol principal devient prépondérant et se confond avec le vol d'entrée, au moment où les vols deviennent continus (16e jour). L'intervalle de temps (15 minutes au plus) séparant les deux types de vol diminue simultanément jusqu'à disparaître.

Les variations du comportement des femelles de la catégorie G 2 sont semblables à celles observées pour le groupe G 1, mais elles apparaissent plus tardivement (vols continus le 19e jour) et les performances deviennent plus faibles.

La tendance au vol des femelles de la troisième catégorie ne semble pas suffisante pour vaincre l'inhibition due à l'intensité du flux lumineux. Le vol total est constitué pour la plus grande partie par le vol d'entrée et sa durée varie peu, même lors des pics d'activité.



Lumière naturelle

- *Vol de référence à l'obscurité*
- 2.000 *à* 20.000 *lux*
- 44.000 *à* 125.000 *lux*

Lumière artificielle (Tungstène)

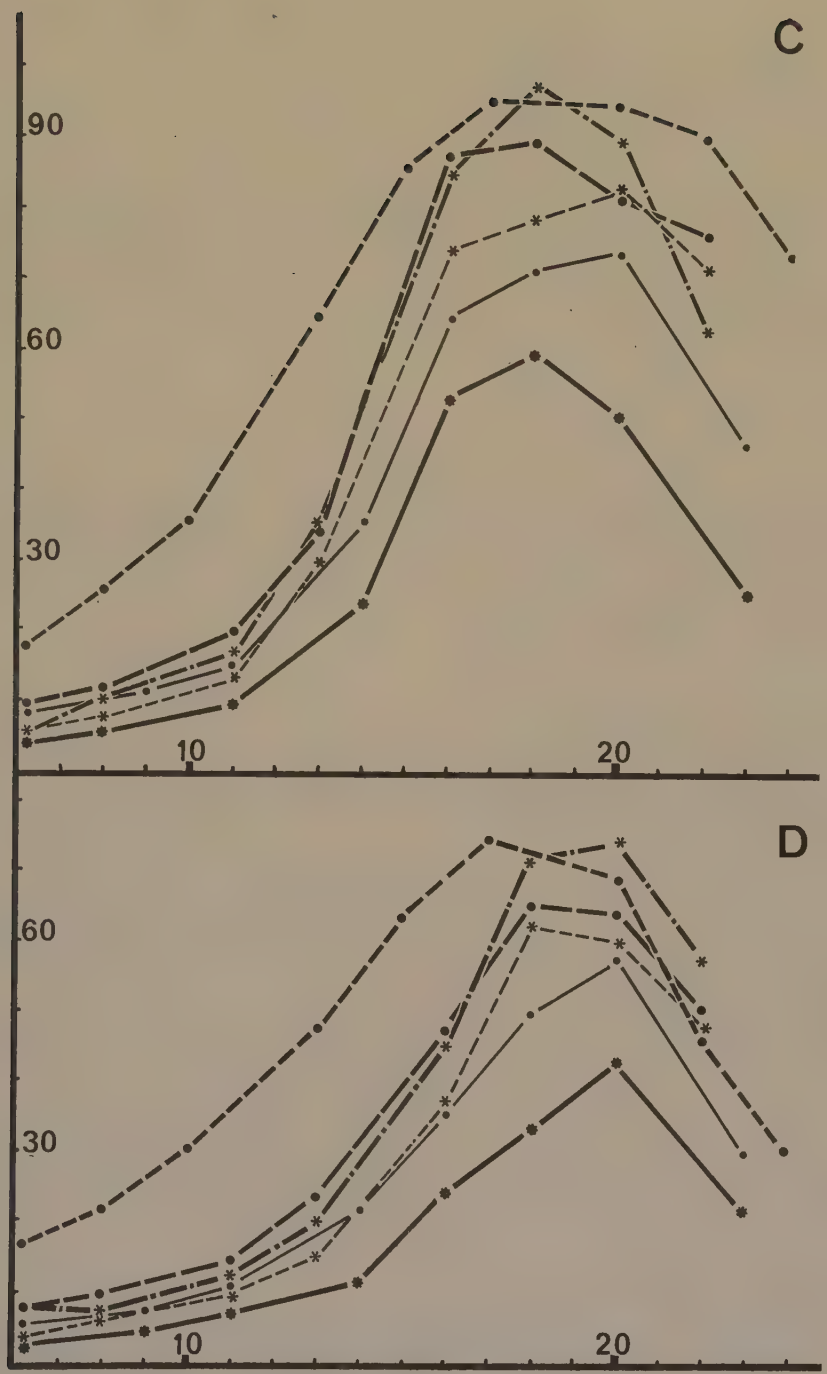
- 3.000 *lux*
- 160 *lux*
- 100 *lux*

Graphique 1

Courbes représentatives des variations de la durée de vol des criquets exposés au cours des suspensions à des flux lumineux de qualité et d'intensité différentes.

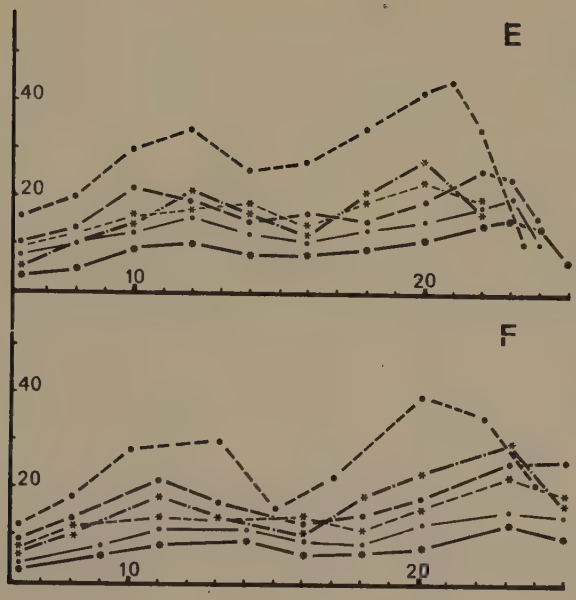
En abscisses, l'âge des insectes est exprimé en jours. En ordonnées, les durées de vol sont exprimées en minutes.

En A, B et E figurent respectivement les courbes se rapportant aux femelles de catégories 1, 2 et 3 ; en C, D et F, figurent les courbes se rapportant aux mâles des catégories correspondantes.



Graphique 2

Voir légende page 7



Graphique 3
Voir légende page 7

Les dates de dépôt des oothèques sont un peu plus tardives pour toutes les femelles et la durée des interpontes varie dans de faibles proportions.

Les mâles des trois catégories volent moins que les femelles au début. Lors de l'établissement des vols continus, la différence est moins sensible (G 1 : 17e jour, G 2 : 20e jour).

Chez les deux sexes le maximum d'activité de vol est atteint un à deux jours plus tard que s'ils avaient été suspendus à l'obscurité, mais les vitesses moyennes de vol sont comparables à celles observées dans les conditions précitées.

La répartition des Criquets dans les différentes catégories est indiquée par le tableau 1.

Flux de 160, 100 *et* 25 *lux.*

Les femelles volent d'autant plus longtemps que la lumière à laquelle elles ont été soumises pendant le vol est plus faible. Lors des premières suspensions, des intensités relativement faibles (100 à 160 lux) suffisent à abaisser considérablement la durée de vol des femelles G 1 et G 2. Leur action s'amenuise surtout à partir de l'époque de transition lorsque la tendance au vol sera maximum.

L'inhibition du vol d'entrée et celle du vol principal diminuent d'autant plus vite que les intensités lumineuses sont plus faibles. Lorsque celles-ci sont réduites (25 lux) elles n'ont pratiquement pas d'incidence ou bien leur effet disparaît très tôt.

Pour la catégorie G 3, sauf avec les intensités lumineuses réduites, le vol reste toujours limité.

Les mâles, quelle que soit l'intensité de la lumière, manifestent une inhibition motrice supérieure à celle manifestée par les femelles. Cependant, à l'époque de l'activité maximale, l'inhibition disparaît presque totalement comme chez les femelles.

Chez les deux sexes, à âge comparable, la vitesse moyenne du déplacement est indépendante de l'intensité lumineuse à laquelle les animaux sont soumis. Les vols soutenus importants sont d'autant plus tardifs que l'intensité de la lumière artificielle est importante ; les variations quantitatives de la lumière entre les cages et les manèges n'apportent guère de modifications aux retards (date de la première ponte et du premier maximum d'activité) qui s'expriment peut-être du fait que, volant moins à la lumière qu'à l'obscurité, l'ovogenèse est moins activée (HIGHNAM et HASKELL, 1964).

Les criquets étudiés se répartissent dans les quatre catégories de la façon indiquée dans le tableau 1.

Action de la lumière naturelle sur l'expression quantitative du vol des Criquets.

Les insectes sont exposés au préalable à la lumière naturelle, à la température habituelle de 35°, puis ils sont suspendus à cette même température, à la lumière naturelle d'une intensité comprise entre

2.000 et 125.000 lux. De 2.000 à 20.000 lux environ, les Criquets volent davantage que de 44.000 à 125.000 lux, surtout en période de vol discontinu. En période de vol continu la différence s'amenuise aussi bien chez les mâles que chez les femelles : G 1 13e jour, G 2 15e jour ; G 1 14e jour, G 2 15e jour.

En lumière naturelle comme en lumière artificielle, les Criquets commencent à voler davantage peu avant la période de transition des types de vol ; l'inhibition est donc d'autant plus élevée que la tendance individuelle au vol augmente. Il est également à remarquer que chez les jeunes adultes les courbes de vol en lumière naturelle sont plates comme celles de leurs homologues en lumière artificielle. Ils seraient donc alors un peu plus sensibles à l'intensité de la lumière qu'à sa qualité.

Chez les deux sexes les courbes de vol en lumière naturelle (2.000 à 20.000 lux) sont globalement comparables jusqu'au premier maximum d'activité aux courbes de vol en lumière artificielle d'intensités comprises entre 100 et 160 lux, donc très inférieures.

Les différentes courbes de vol montrent que les deux sexes sont sensibles à l'intensité du flux lumineux reçu, qu'il soit naturel ou artificiel. Elles montrent aussi que la qualité de la lumière joue un rôle considérable car une ambiance lumineuse artificielle de faible intensité relative (1.000 lux) inhibe bien plus l'activité de vol qu'une ambiance lumineuse naturelle très supérieure. La répartition des Criquets selon leur tendance au vol est indiquée au tableau 1.

Influence de la température sur la tendance au vol du criquet pelerin

Action de la température des cages de prétraitement

Vingt-quatre heures environ après la mue imaginale, les Criquets sont placés dans les cages de prétraitement où ils subissent le rythme thermique suivant :

Tableau 1

Répartition des criquets par catégories selon leur tendance au vol dans différentes conditions de lumière ou de température.

Nature de la lumière dans les enceintes de vol		Lux		G o/o	Morts o/o	G1 o/o	G2 o/o	G3 o/o	G4 o/o
	Artificielle	100	♀	95	5	26,31	33,33	25,43	14,91
			♂	89,27	10,83	19,62	28,97	34,57	16,82
		170	♀	92,50	7,50	22,52	31,53	38,43	13,51
			♂	95	5	15,044	24,77	37,168	23
		1000	♀	83,34	16,66	19	30	36	15
			♂	84,62	15,38	13,46	22,11	12,30	22,11
	Naturelle	2000 à 125000	♀	94,65	5,55	25,88	36,47	27,05	10,58
			♂	91,12	8,88	13,41	25,60	45,12	15,85
Température dans les cages de prétraitement		30°	♀	81,67	18,33	19,38	32	30	17
			♂	89,2	10,8	10,2	23,36	40,18	26,16
		40°	♀	88,34	11,66	22,64	28,03	34,57	14,15
			♂	90,84	9,16	17,43	21,10	38,53	22,93

Tableau 2

Etude comparée des coëfficients de croissance *(1)* et de la vitesse de variation *(2)* de la durée de vol pour différentes températures diurnes de cages de prétraitement

Catégories		COEFFICIENT DE CROISSANCE									VITESSE MOYENNE DE CROISSANCE					
		30°			35°			40°			30°		35°		40°	
		J6	Jm	Cc	J6	Jm	Cc	J6	Jm	Cc	Δ	Vc	Δ	Vc	Δ	Vc
♀	G1	18	85	4,7	23	102	4,4	25	96	3,85	12	0,39	10	0,43	9	0,48
	G2	13	61	4,7	19	78	4,1	22	70	3,2	13	0,36	12	0,34	8	0,40
	G3				15	49	3,3	18	41	2,3			27	0,15	9	0,28
♂	G1	15	84	5,6	18	96	5,3	22	104	4,7	12	0,4	11	0,5	10	0,52
	G2	66	17	5,5	17	76	4,4	20	85	4,25	14	0,4	11	0,4	10	0,47
	G3				12	46	3	16	45	2,8			26	0,15	10	0,28

(1) Le coefficient de croissance est égal au quotient de la valeur absolue au jour du premier maximum d'activité (Jm) par la valeur absolue du jour 6 (J6).

(2) La vitesse de variation de la durée (Vc) est égale au quotient du coefficient de croissance (Cc) par le temps (Δ) séparant le jour 6 du jour du premier maximum d'activité.

— Température nocturne 25° (même température que celle des expériences de référence).

— Température diurne 30 ou 40° (selon les expériences alors que dans les expériences de référence cette température était de 35°).

Deux heures avant chaque suspension. les Criquets sont soumis à la fin de leur période nocturne à la même température que celle des enceintes de vol : 35°. Ceci évite tout artefact dû à une différence brutale de température. Les vols ont lieu, comme dans les expériences de référence. à l'obscurité et à 35°.

Cages de prétraitement à 30°

Chez les femelles G 1 et G 2 (graphique 4 et tableau 2), la durée de vol est constamment inférieure à ce qu'elle est chez les insectes élevés à 35° le jour, en cage de prétraitement. L'activité maximale est peu retardée dans son apparition mais s'étale davantage surtout chez la deuxième catégorie. Les vols continus apparaissent vers le 13e jour (G 1) et le 17e jour (G 2). La courbe caractéristique des vols des femelles G 3 (graphique 6) conserve les deux pics précédant la première ponte mais ceux-ci sont retardés d'une journée environ pour le premier, de deux jours pour le second. La durée de vol lors du premier pic est inférieure à celle de l'expérience de référence, mais lors du second elle est à peu près équivalente à son homologue.

Les premières pontes sont retardées respectivement pour les femelles G 1, G 2 et G 3, de 1,5, 2,4 et 2,1 jours (quatre jours pour les témoins qui ne volent pas).

Les mâles G 1 et G 2 (graphique 5) réagissent globalement comme les femelles mais ils volent aussi longtemps qu'elles en période d'activité maximale. ils volent un peu moins avant la période des vols soutenus.

Les mâles de la troisième catégorie (graphique 6) ont une durée de vol analogue à celle des femelles de même catégorie sauf au moment du deuxième pic d'activité. Ce dernier s'installe aussi peu à peu et recule de deux ou trois jours comme pour les autres catégories.

Les courbes de vol des trois catégories chez les deux sexes présentent le même modèle général que celui des expériences

de référence mais leur forme est plus aplatie.

Comparés aux Criquets élevés à une température diurne de 35°, ceux qui sont maintenus à 30° manifestent un retard de maturation. Celui-ci s'exprime chez les femelles témoins qui ne volent pas : ponte le 26e jour au lieu du 24e. Cependant nous venons de souligner que chez les femelles qui volent ce retard est moins sensible comme sont peu sensibles aussi les variations des diverses manifestations quantitatives caractéristiques du vol (retard temporel des maxima d'activité, valeur absolue diminuée de ces maxima) (graphique 7). Le fait que les différences relatives au vol entre Criquets élevés à 35° et à 30° augmentent d'abord beaucoup pendant les premiers jours de suspension, puis se stabilisent pendant quelques jours pour diminuer ensuite à partir du 10e ou du 13e jour, laisse penser à une interaction complexe entre le travail fourni par l'insecte et l'ovogenèse. La période du 10e au 13e jour est en effet celle d'une augmentation très nette de la tendance au vol chez tous les animaux ; par ailleurs le travail effectué accélère l'ovogenèse (Highnam et Haskell, 1964). Enfin cette accélération rétroagit sur la tendance au vol (Michel, 1969).

Nous voyons dans ces effets conjugués, bien nets dans les présentes expériences, les causes des différences limitées observées dans les résultats globaux.

Cage de prétraitement à 40°.

— La durée de vol des femelles des deux premières catégories (graphique 4 et tableau 2) est d'emblée supérieure à celle de l'expérience de référence (température diurne de 35°) mais l'activité maximum est inférieure à son homologue ; elle est atteinte plus tôt (deux à cinq jours) et dure peu de temps.

Les femelles de la troisième catégorie ont une courbe présentant un seul dôme au lieu de deux pics. Son sommet est aplati et se situe à l'époque qui correspond au premier minimum de l'expérience type (14e jour environ).

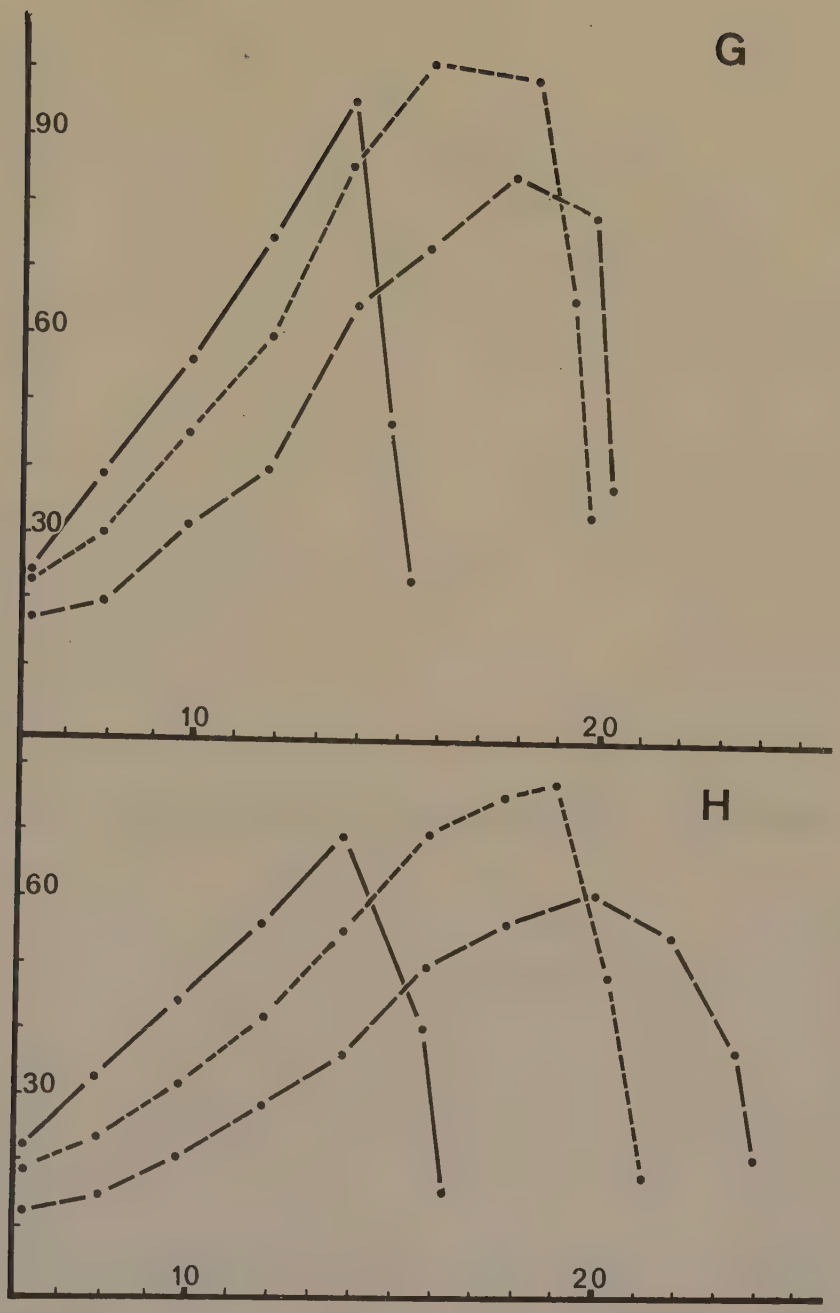
— Les mâles G 1 et G 2 (graphique 5) se comportent sensiblement comme les femelles de mêmes catégories. La durée de leur vol est aussi d'emblée supérieure à celle de leur homologue de même âge en cage de prétraitement à 35°, même lors de la période d'activité maximum. Cette dernière est atteinte deux à cinq jours plus tôt. La première période d'activité est moins courte que chez les femelles.

Les mâles de la troisième catégorie présentent encore deux pics d'activité mais bien moins distincts que dans l'expérience de référence ; à l'inverse de ce qui se passe chez les femelles, ces pics ne sont pas fusionnés. La durée de vol est constamment supérieure à celle de l'expérience type. Le premier pic s'observe à peu près à la même date qu'en cage à 35° mais le deuxième avance de trois ou quatre jours.

Chez les deux sexes l'allure générale des courbes est à peu près la même en G 1 et G 2 que dans l'expérience de référence, mais la période de vol est plus courte. La date de la première ponte chez les femelles est avancée respectivement de 4,5 5 et 5,5 jours en G 1, G 2 et G 3. Les femelles ont une activité maximale inférieure à celle des mâles des catégories correspondantes.

La répartition des insectes dans les diverses catégories est indiquée dans le tableau 1.

Alors que la température diurne de 30° a pour effet de diminuer l'expression quantitative du vol des Criquets par rapport à ce qu'elle est à la température de 35°, on peut s'attendre à ce que l'élevage à 40° augmente cette expression car les phénomènes sont plus complexes et nous retrouvons ici encore les interactions de la maturation motrice et de la maturation physiologique. Les durées de vol augmentent effectivement pour les jeunes adultes



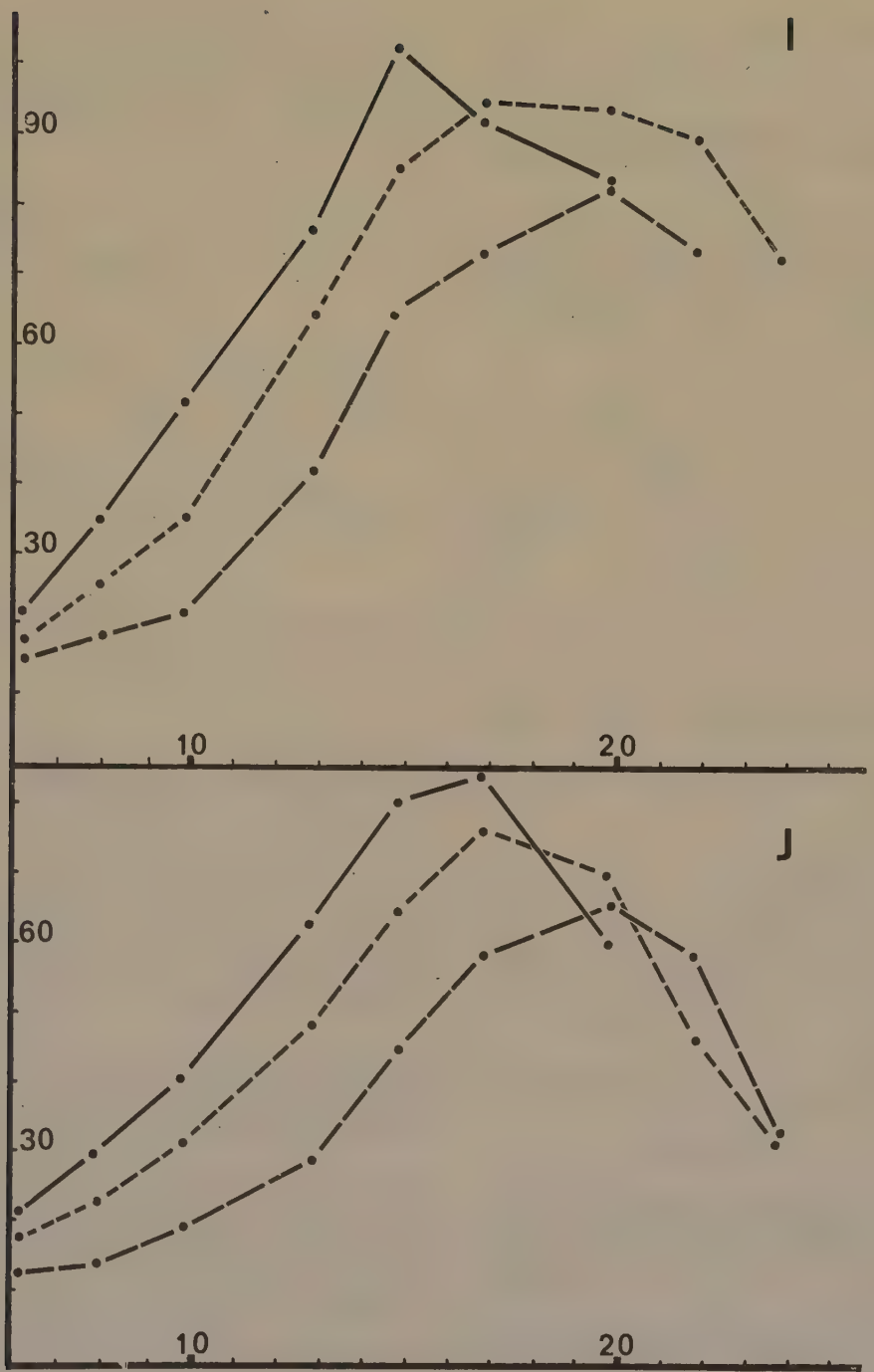
Graphique 4

Courbes représentatives des variations de la durée de vol des criquets élevés 24 heures après la mue imaginale dans des cages à 30°, 35° ou 40° le jour, 25° la nuit.

En abscisse, l'âge des insectes est exprimé en jours. En ordonnée, les durées de vol sont exprimées en minutes.

En G, H et K figurent respectivement les courbes se rapportant aux femelles des catégories 1, 2 et 3 ; en I, J et L figurent les courbes se rapportant aux mâles des catégories correspondantes.

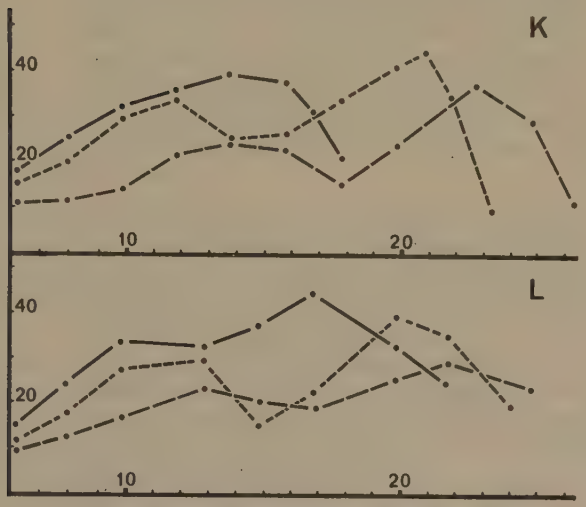
——●——●—— *animaux élevés à 40°*
– – –●– – –●– – – *animaux élevés à 35°*
——●——●—— *animaux élevés à 30°*



Graphique 5
Voir légende page 13

et pour les mâles mais elles diminuent chez les femelles mûres (graphique 7).

La différence relative de durée de vol entre les criquets soumis aux deux tempé-



Graphique 6
Voir légende page 13

ratures diurnes précitées augmente tout d'abord beaucoup les premiers jours de suspension, puis diminue progressivement ensuite. La température de 40° diminue davantage et plus précocement la durée de vol des femelles. Il en résulte que le rapport entre les maxima d'activité est positif chez les mâles, négatif chez les femelles, situation inversée par rapport à ce qui se passe avec des cages de prétraitement à 35°.

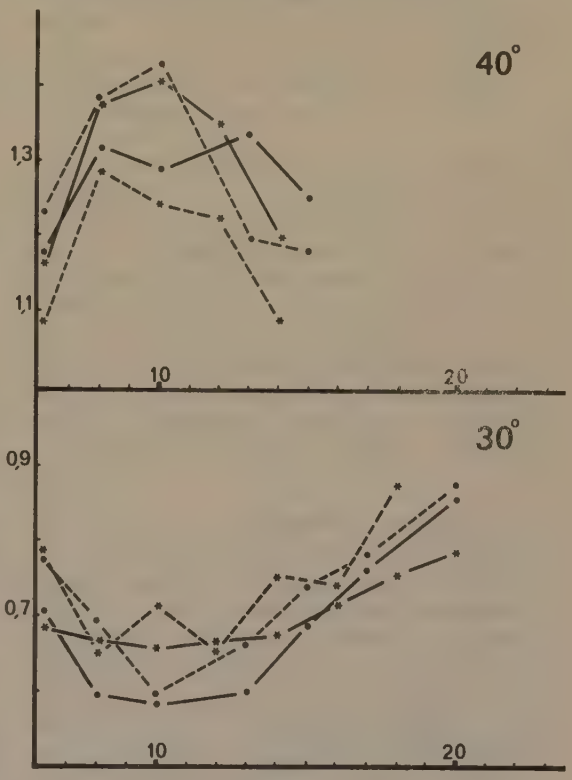
Chez les mâles, l'alternance des minima et des maxima d'activité est ici condensée dans le temps avec le développement plus rapide des individus.

Le vieillissement prématuré des femelles sous l'influence thermique rend plus précoce l'effet inhibiteur de la ponte sur la tendance au vol, ce qui entraîne une limitation quantitative rapide de l'activité motrice à chaque maximum.

Ces expériences confirment les résultats acquis précédemment (Michel, 1969). Les conditions techniques de référence de nos cages de prétraitement et des enceintes de vol sont les plus avantageuses pour étudier chez nos Criquets les modalités d'expression de leur tendance au vol.

Action de la température au cours des suspensions dans les enceintes de vol

L'activité de vol en fonction de la température n'a pas été étudiée systématiquement, cependant nous avons consigné quelques observations dont voici l'essentiel.



Graphique 7

Rapports à âges correspondants entre les durées de vol de criquets élevés dès qu'ils sont adultes en cages de prétraitement à 30° ou à 40°, et les durées de vol de criquets élevés à 35°.

En abscisse, l'âge des insectes est exprimé en jours. En ordonnée, figurent les rapports

— — — — * *femelles de catégorie* 1
— — — — ● *mâles de catégorie* 1
———— * *femelles de catégorie* 2
———— ● *mâles de catégorie* 2

Des Criquets de 6 à 10 jours, à cuticule ferme mais encore assez souple, venant d'une cage à 35° et suspendus à 44-45°, à une intensité lumineuse de 1.000 lux, meurent au cours d'une suspension de deux heures dans la proportion des deux tiers pour les ♂ et du tiers pour les ♀. L'activité consiste surtout en une suite très serrée de très courts envols. Le rôle de la perte d'eau au travers du tégument n'a pu être apprécié.

Pour des insectes à cuticule parfaitement dure, issus d'une cage obscure à 30°, la vitesse et la durée moyenne de vol et sa distribution ne varient pas sensiblement s'ils sont suspendus de 30 à 37° ; si la cage est à 35° ils peuvent être suspendus de 30 à 41° sans grandes variations. A 38 ou 40° on obtient des vols continus normaux à l'obscurité comme à la lumière naturelle ou artificielle.

Des Criquets pris lors de leur période d'activité maximum et suspendus à 45° en plein soleil ont volé sans s'arrêter lors de suspensions de deux heures bien que leur vitesse ait peu à peu décliné.

La fragilité des mâles vis-à-vis des femelles est très nette chez les jeunes, moins nette ensuite. La fragilité des jeunes aux hautes températures est attribuable sans doute à une déshydratation (tégument encore trop perméable) ou bien à une régulation insuffisante de la température thoracique (Weis-Fogh, 1964).

Les Criquets sont d'autant plus résistants aux hautes températures qu'ils ont une cuticule plus dure et qu'ils sont plus âgés. Les vols soutenus persistent d'autant plus à vitesse moindre que la tendance au vol est plus grande. Celle-ci rend les Criquets moins sensibles aux facteurs inhibiteurs de l'environnement.

DISCUSSION

Au laboratoire, la lumière artificielle, mais aussi la lumière naturelle, inhibent partiellement l'expression du vol chez les jeunes adultes. Cette réduction de la tendance au vol est d'autant plus faible que l'intensité du flux lumineux est elle-même plus faible, les taux de réduction n'étant pas semblables pour les deux types de lumière.

L'intensité et la qualité de la lumière interviennent donc de façon déterminante sur l'expression de la tendance au vol. (Tout ceci et une certaine méconnaissance de l'évolution de la tendance au vol chez les deux sexes peuvent expliquer la difficulté qu'ont éprouvée des auteurs à obtenir des vols consistants au laboratoire, en lumière artificielle).

On peut en effet penser que la tendance fondamentale au vol des Criquets s'exprime mieux à l'obscurité qu'à la lumière. Notre hypothèse serait renforcée par le fait que les représentants de la phase solitaire ne volent qu'exceptionnellement le jour et de façon extrêmement limitée, mais volent davantage la nuit (Maxwell-Darling 1936 ; Rao 1937, 1942 ; Kennedy 1939 ; Volkonsky 1939, 1942 ; Rainey et Ashall 1953 ; Roffey 1963 ; Waloff 1963).

La tendance fondamentale individuelle du Criquet pèlerin pourrait être de voler à l'obscurité et la faculté de se déplacer en vol le jour serait un effet secondaire du groupe. Certains Criquets tels que *Anacridium melanorhodon* (Walker) se déplaceraient surtout la nuit même en essaims (Popov et Ratcliffe 1968). Certains criquets n'ont qu'une activité nocturne (Rockwood 1925 ; Golding 1934 *a*).

Certains aspects du comportement des Criquets pèlerins grégaires dans la nature paraissent pourtant bien aller, à priori, contre cette hypothèse : l'envol des essaims a lieu surtout le matin et leur repos commence au crépuscule. Mais la lumière ou l'obscurité ne sont pas les seuls facteurs de causalité dans l'un ou l'autre cas et des phénomènes secondaires importants pourraient bien masquer leur action.

Il semble admis en effet que les migrations de grégaires cessent en général à la tombée du jour, en liaison avec des variations rapides, importantes et simultanées de facteurs physiques : disparition du soleil, de sa chaleur radiante et de l'ambiance lumineuse (Lepiney 1928 ; Gunn 1948; Waloff et Rainey 1951 ; Rainey, Waloff et Burnett 1957 ; Chapmann 1959 ; Waloff 1962 ; Rainey 1963).

Tout changement subit de l'environnement a tendance à provoquer, au moins momentanément, une réaction de rupture du comportement en cours ; si l'animal vole, il s'arrête et vice-versa ; le soleil disparaissant, l'essaim se pose (Rungs 1945); un nuage obscurcit momentanément le soleil, l'essaim s'envole (Volkonsky 1939 ; Kennedy 1939 ; Waloff et Rainey 1951).

La chute vespérale de la température mais aussi l'importante diminution ou même la disparition des courants thermiques qui favorisent la tenue en l'air des Criquets sont certainement la cause des atterrissages (Rainey et Waloff 1951 ; Waloff 1962 ; Rainey 1951, 1958 *a* et *b*, 1963).

Un tel comportement d'arrêt de vol aux approches de l'obscurité ne contredit donc pas obligatoirement notre hypothèse. De plus les déplacements commencés au cours de la matinée ont entraîné une dépense énergétique et une fatigue musculaire requérant des compensations (Gunn 1948 in Weis-Fogh 1952 ; Roffey 1953). Ainsi dans les essaims se déplaçant en rouleau, les Criquets se nourrissent entre les envolées et au laboratoire : Weis-Fogh (1952), empêchant des femelles de se nourrir après des suspensions au manège, n'obtient que peu de vols le lendemain.

Les Criquets adultes se nourrissent surtout le soir et le matin. Le besoin de nourriture contribuera donc à les maintenir au sol le soir.

La température diurne normalement très supérieure à celle de la nuit favorise considérablement l'élévation du niveau dynamique des Criquets dont dépend leur expression locomotrice.

Remarquons que si la température devient trop élevée, elle peut inhiber le comportement de vol chez le criquet Nomadacris septemfasciata (Serville) par exemple (au milieu de la journée le plus souvent) Rainey, Waloff, Burnett (1957), Chapman (1959).

Notons à ce sujet que ceci ne concerne probablement que l'envol. Nous avons mis en évidence que des Criquets peuvent voler à de fortes températures ambiantes de l'ordre de 40°, au-delà de 41 - 42° le vol soutenu est encore normal chez les Criquets élevés à 35°. Aux approches de 45° le vol reste continu mais la vitesse diminue progressivement au cours de la suspension de deux heures, ce qui indique une moindre efficacité momentanée du système de vol. Ces résultats confirment les travaux de Neville et Weis-Fogh (1963).

Nous avons établi que de la température ambiante dans laquelle se trouve habituellement l'organisme dépendent aussi les possibilités de vol à haute température. En effet, les Criquets élevés à 35° peuvent voler normalement de façon soutenue à 40 - 42° environ contre 37 - 39° pour les Criquets élevés à 30°.

L'activité de vol des Criquets dépend de la régulation de la chaleur interne du Criquet au niveau surtout du pterothorax. Cette régulation est notamment assurée par l'air ambiant dans lequel ils se déplacent (Parry 1951 ; Digby 1955, Church 1960 *b*) et dans la nature suivant la vitesse du vent et les positions relatives du vent et des Criquets (Digby 1955).

La perte d'eau de l'organisme contribue à cette régulation en abaissant dans la proportion de 17 % à 35 % l'élévation de température due à l'activité de vol (Church 1960 *a*).

Au cours des vols la fréquence et l'amplitude des mouvements abdominaux s'ac-

croissent permettant une meilleure ventilation générale (Miller 1960). Mais ce sont surtout les mouvements des muscles alaires affectant le volume du thorax qui augmentent la ventilation des muscles pterothoraciques (Weis-Fogh 1956 *e*, 1964 *a* ; Miller 1960 *c*). Une telle ventilation accroît la transpiration ce qui réduit l'augmentation de la température interne engendrée par le travail musculaire (Weis-Fogh 1964).

La perte d'eau s'effectue pour les deux-tiers au niveau des stigmates et pour un tiers à travers la cuticule, entre autre pour l'abdomen au niveau des plages signalées par Slifer (1951). La perméabilité de ces plages a été établie par Makings (1968). Celles-ci deviennent surtout perméables à partir de 40°. Durant le vol la face dorsale du Criquet est soumise à une ventilation accrue car elle est à découvert et située dans une zone de fortes turbulences relatives créées par le battement des ailes ; ceci accroît peut-être le rôle joué par ces plages.

Cependant, selon Church (1960 *a*), les deux-tiers de l'évaporation s'effectuant au niveau du pterothorax par les stigmates, la perméabilité de la cuticule a un effet limité dans la réduction de l'excès de chaleur engendré par le vol, et cela d'autant plus que les échanges calorifiques semblent réduits entre l'abdomen et le ptérothorax (Church 1960 *a* et *b*). A des températures très élevées, de l'ordre de 45°, la cuticule devient deux fois plus perméable (Holgate 1956) mais le vol cesse en général avant qu'un tel effet puisse avoir lieu si le criquet n'a pas une très forte tendance au vol (Church 1960 *a*) ou bien la vitesse de déplacement diminue régulièrement lors de vols continus pouvant durer deux heures au moins ainsi que nous l'avons observé.

Superposée à l'action dynamique de la température, la lumière peut participer à la mobilisation des essaims en permettant des effets secondaires très actifs tels des interstimuli visuels.

Le fait de vivre en essaim, c'est-à-dire en grande densité, favorise les interstimuli et modifie l'état interne des Criquets. Toutefois ceux-ci ne s'envolent pas si aisément, les essaims mettent en général des heures avant de partir en masse (Gunn, Perry et Al 1948 ; Kennedy 1951 ; Waloff et Rainey 1951).

Cependant les situations écologiques individuelles ne sont pas seules à intervenir puisque des Criquets de mêmes plages ensoleillées ne s'envolent pas tous ensemble (Haskell 1957).

L'état interne dont dépend la tendance au vol de chaque criquet est au départ très important. Weis-Fogh (1952) et Chapman (1959) lui accordent même un rôle considérable. Mais les Criquets, quel que soit leur état métabolique et neuroendocrinien, ont tous, le plus souvent, besoin d'être stimulés pour s'envoler et à fortiori pour voler de façon continue.

Certains auteurs ont même considéré que le rôle des interstimuli était prépondérant chez les grégaires (Uvarov 1921, 1928 ; Lepiney 1928, 1930 *c* ; Johnston et Maxwell-Darling 1931 ; Fraenkel 1932).

A facteurs physiques et à interstimulations comparables, plus la tendance au vol est élevée plus le mécanisme d'enclenchement des envols est rapide et plus les performances sont grandes. Chapman (1959) note qu'en des circonstances de turbulence où des *Nomadacris* solitaires ne volaient pas, des grégaires volaient à cause des stimuli entre individus.

De nombreux observateurs ont noté que par temps couvert la température ambiante nécessaire à l'envol spontané était nettement supérieure à celle nécessaire par beau soleil (16° Waloff et Rainey 1951, 14° Gunn, Perry et Al 1948) car les individus bénéficient alors d'une moindre chaleur radiante et leur température ne dépasse guère celle de l'air ambiant (Chapman 1959). La persistance du vol

soutenu dépend aussi de ces facteurs mais dans une moindre mesure car le travail des muscles ptérothoraciques engendre une importante énergie calorifique (Weis-Fogh 1956 *b*, 1964). Le vol peut persister à 9° par soleil brillant (Rungs 1945). La température thoracique peut alors atteindre 23 à 25° environ grâce à la chaleur radiante qui s'ajoute à celle dégagée par les muscles.

Tout ceci montre que la condition des envols et des vols soutenus n'est pas la lumière ni même le soleil en soi mais la température du milieu et la chaleur radiante dont dépend la température des Criquets et par delà leur activité de vol.

Dans la nature, lumière et température sont souvent liées et l'apparition de la lumière le matin, coïncidant avec l'élévation progressive de la température qui détermine les envols, a masqué les rôles respectifs de l'une et l'autre.

Si la lumière était nécessaire pour le vol des grégaires, comment expliquerait-on leurs vols de nuit ? Par contre on sait que ces derniers ne peuvent avoir lieu que si la température est suffisante.

Les envols spontanés et les vols nocturnes d'autres acridiens sont aussi communément associés à de hautes températures (Rockwood 1925 ; Golding 1934 *a*). Ce facteur est une condition physiologique déterminante des possibilités de l'activité en fonction d'un état métabolique interne donné (Bodenheimer 1930 ; Hussein 1937; Weis-Fogh 1956).

Le matin, la lumière seule (le soleil non encore visible ou très bas sur l'horizon ne saurait émettre une chaleur radiante suffisante) suffit à provoquer un déplacement très restreint des Criquets sur leurs perchoirs mais pas d'envols (Lépiney 1933 ; Kennedy 1939 ; Ellis et Ashall 1957). Mais ce n'est que l'élévation de la température des Criquets (exposés au soleil qui monte et chauffe de plus en plus) qui engendre peu à peu leur activité générale et secondairement une réactivité de plus en plus accrue aux contacts qui se multiplient entre les individus, à leur vision, et à tous les stimuli phonocinétiques auxquels ils sont soumis : bruits d'envols, de vol et d'atterrissage (Haskell 1957).

Les très jeunes adultes ne semblent pas dans la nature plus inhibés le jour que la nuit : cela peut provenir de ce que les stimuli auxquels ils sont soumis sont permanents et bien plus puissants que ceux de nos cages. S'ils volent moins la nuit (difficile à savoir parfois) c'est peut-être que la tendance au vol est encore insuffisante mais à cette carence suppléent les stimuli qui sont plus importants le jour (facteurs physiques et interstimulations).

Nos Criquets de catégorie G 3 volent peu en lumière naturelle comme nos jeunes Criquets classés en catégorie G 1 et G 2 chez qui la tendance au vol est encore faible car l'intensité et la diversité des stimuli possibles ont été réduites au maximum (vols individuels, vision et audition peu diversifiées, température constante, absence de courants d'air). Le rôle porteur du vent est aussi supprimé. Dans nos conditions expérimentales nous pouvons affirmer que la tendance au vol dépend surtout des facteurs internes propres à l'individu (Weis-Fogh 1952 ; Chapman 1959) et nous n'avions pas d'autres moyens pour mettre ceux-ci en évidence.

Nos conditions expérimentales ont montré qu'un criquet est d'autant moins inhibé par la lumière que sa tendance au vol est plus forte. Il en résulte que pour une durée de suspension limitée à deux heures, comme lors d'expériences antérieures à l'obscurité (Michel 1969) afin que les pertes énergétiques ne puissent influer, plus le caractère inhibiteur de l'ambiance lumineuse est grand, plus la courbe indiquant l'âge auquel chaque Criquet atteint sa tendance maximum au vol est précise. Ainsi les courbes présentées ici complètent celles obtenues précédemment à l'obscurité. De plus leur examen montre que l'inhibition due à la lumière est plus

Tableau 3

Rapport par catégorie entre le % des mâles et celui des femelles

Cage de prétraitement à 35°	G 1	G 2	G 3	G 4	Morts
Obscurité	0,71	0,81	1,2	1,31	0,78
1000 lux	0,68	0,73	1,16	1,46	0,88
160 lux	0,68	0,78	1,10	2	0,66
100 lux	0,70	0,81	1,27	1	2,2
Lumière naturelle	0,50	0,72	1,66	1,36	1,63
(*) Cage de prétraitement à 30°	0,57	0,78	1,43	1,64	0,61
(*) Cage de prétraitement à 40°	0,82	0,82	0,83	0,56	0,75

vité levée chez les femelles. Il apparaît donc que les possibilités de vol à la lumière naturelle ou artificielle sont plus précoces chez elles. On remarque aussi que le plus souvent la tendance au vol à la lumière devient maximum et de valeur comparable à peu près simultanément chez les deux sexes. Les possibilités des mâles ont en quelque sorte « rattrapé » les possibilités des femelles.

La comparaison des courbes et les pourcentages de distribution par catégorie (tableau 3) entre les mâles et les femelles confirment l'hypothèse émise dans une publication antérieure selon laquelle, chez le Criquet pèlerin, la tendance à migrer serait chez les femelles, supérieure et plus précoce comme chez la plupart des insectes migrateurs (JOHNSON 1966).

Dans les essaims les innombrables stimuli mutuels engendrent des interactions chez les Criquets. On connaît l'action des phéromones secrétées par le mâle. On sait aussi que des femelles mûres accélèrent la maturation des mâles. Il existe peut-être aussi une autre forme d'action des femelles sur les mâles puisqu'au laboratoire un certain nombre de mâles « rattrapent » leur retard sur les femelles ; à moins que les mâles ne réagissent davantage que les femelles pour une même quantité de stimuli. Les deux possibilités ne sont pas exclusives.

Le groupement des criquets pouvant avoir entre autre effet de masquer des différences liées au sexe dans la tendance fondamentale au vol de l'individu, une étude comparable à celle-ci, mais menée avec des animaux isolés, permettra peut-être de résoudre ce problème.

***

Nous sommes heureux de remercier le docteur P. T. HASKELL, directeur de l'Anti-locust Research Centre, des conseils dont il nous a fait bénéficier lors de la rédaction de cette publication.

Bibliographie

BODENHEIMER (F.S. AND AL), 1929. — Studien zur Epidemiologie, Oekologie und Physiologie des Afrikanischen Wanderheuschrecken Z. angew. Ent., *15*, p. 435-557.

CHAPMAN (R.F.), 1959. — Observations on the flight activity of the Red locust *Nomadacris septemfasciata* Serville). Behaviour, *14*, p. 300-334.

CHURCH (N.S.), 1960 a. — Heat loss and the body temperatures of flying insects. — I.— Heat loss by evaporation of water from the body. J. Ex. Biol. *37*, 171-85. — II. — Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. J. Ex. Biol. *37*, 186-212.

DIGBY (P.S.B.), 1955. — Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. J. Exp. Biol., *32*, 279-98.

DIRSH (V.M.) et UVAROV (B.P.), 1953. — Tree Locusts of the genus *Anacridium* (Orthop. Acrid.) Eos. Madr., *29*, p. 7-69.

ELLIS (P.E.) et ASHALL (C.), 1957. — Field studies ou diurnal behaviour movement and aggregation in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). Anti locust Bull. *25*.

GUNN (D.L.), PERRY (F.C.) et AL, (1948). — Behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in Kenya in relation to aircraft spraying. Anti locust Bull., *3*, p. 1-70.

HASKELL (P.T.), 1957. — The influence of flight noise on behaviour in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk). J. In. Phys., *7*, p. 52-75.

HOLGATE (M.W.), 1956. — Transpiration through the cuticles of some aquatic insects. J. Exp. Biol. *33*, 107-18.

HUSSEIN (M.), 1937. — The effect of temperature on locust activity. Bull. Minist. Agric. Egypt. 184.

JOHNSON (C.G.), 1966. — A functional system of adaptative dispersal by flight. An. Rev. Ent. *11*, 233-60.

KENNEDY (J.S.), 1939. — The behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in an outbreak centre. Trans. R. Ent. Soc., London *89*, p. 385-542. — 1961. — The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk).
I. The behaviour of swarms;
II. A theory of long range migration. Phil. Trans. Roy. Soc. London B 625, vol. 235, p. 163-290.

LEPINEY (J. DE), 1928. — Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* Forsk au cours des vols. Rev. Path. Veg. et Ent. Agr. Mars 1928. Révision sommaire du comportement de *Schistocerca gregaria* Forsk dans les lieux d'habitat temporaire. V. Congr. Int. Ent. Paris 5 (2), p. 573-584.

MAKINGS (P.), 1968. — Transpiration through the Slifer's patches of *Acrididae* (Orthoptera). J. Exp. Biol. *48*, 247-63.

MAXWELL-DARLING (R.C.), 1936. — The outbreak centres of *Schistocerca gregaria* (Forsk) on the Red Sea coast of the Sudan. Bull. Ent. Res. London *27*, p. 37-66.

MICHEL (R.), 1969. — Etude expérimentale des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Rev. Comp. An. *3*, 46-65.

MILLER (P.L.), 1960. — Respiration in the Desert Locust. — I. The control of ventilation ; II. The control of spiracles ; III. Ventilation and the spiracles during flight. J. Exp. Biol. *37*, 224-36, 237-63, 264-78.

NEVILLE (A.C.) et WEISS-FOGH (T.), 1963. — The effect of temperature on locust flight muscle. J. Exp. Biol. *40*, p. 11-21.

PARRY (D.A.), 1951. — Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. J. Exp. Biol. *28*, 445-62.

POPOV (G.B.) et RATCLIFFE (M.), 1968. — The sahelian tree Locust *Anacridium melanorhodon* (Walker). Anti Locust Memoir 9.

RAINEY (R.C.), 1951. — Weather and the movements of locust swarms: a new hypothesis. Nature *168*, p. 1057-1060. 1958 *a*. — Atmospheric movements and the biology of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). Proc. Linn. Soc. London *169*, p. 73-74. — 1958 *b*. — Some observations on flying locusts and atmospheric turbulence in eastern Africa. Quart. J. R. Met. Soc. *84*, p. 334-354. — 1963. — Meteorology and the migration of the Desert Locust. W. M. O. 138 TP 64 (Anti Locust Memoir 7), p. 1-115.

RAINEY (R.C.) et ASHALL (C.), 1953. — Note on the behaviour of the Desert Locust in a light beam. Brit. J. Anim. Behav. *1*, p. 136-138.

RAINEY (R.C.), WALOFF (Z.) BURNETT (G.F.), 1957. — The behaviour of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville) in relation to topography, meteorology and vegetation of the Rukwa Rift Valley, Tanganyika. Anti locust Bull. *26*.

RAO (Y.R.), 1937. — A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk). 4 th Int. Locust Conf. Cairo 1936. — 1942. — Some results of studies on the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in India. Bull Ent. Res. London *33*, p. 241-265.

ROFFEY (J.), 1963. — Observations on night flight in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk). Anti locust Bull n° 39.

RUNGS (C.), 1945. — La lutte contre les criquets pélerins adultes au cours de la campagne 1944-1945. Terre Maroc *15* (190), p. 12-13.

SLIFER (E.H.), 1951. — Some unusual structures in *Locusta migratoria migratorioides* and their probable function as thermoreceptors. Proc. Roy. Soc. B 138, 414-37.

VOLKONSKY (M.), 1939. — Sur la photoakinèse des Acridiens. Arch. Inst. Pasteur, Alger *17*, p. 194-220. — 1942. — Observations sur le comportement du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) dans le Sahara algéro-nigérien. Arch. Inst. Pasteur Alger *20*, p. 236-248.

WALOFF (Z.), 1962. — Flignt activity of different phases ot the Desert Locust in relation to plague dynamics. Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sc. *114*, p. 201-216. — 1963. — Field studies on solitary and transiens Desert Locust in the Red Sea area. Anti locust Bull n° 40.

WALOFF (Z.) et RAINEY (R.C.). 1951. — Field studies on factors affecting the displacements of the Desert Locust swarms in eastern Africa. Anti locust Bull. *9*, p. 1-50.

WEISS-FOGH (T.), 1952. — Fat combustion and metabolic rate of flying locusts *Schistocerca gregaria* (Fork). Phil. Trans. B 237, p. 1-36. — 1956. — Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the Desert Locust. *Schistocerca gregaria* (Forsk). Phil. Trans. Roy. Soc. London B 667-239-459-510. — 1956 e. — The ventilatory machinsm during flight of insects in relation to the call ot oxygen. 14th Int. Congr. Zool. Copenhagen, 1953, 283-5. — 1964 a. — Functional design of the tracheal system of flying insect as compared with the avian lug. J. Exp. Biol. *41*, 207-27. — 1964 c. — Biology and physics of locust flight. VIII Lift and metabolic rate of flying locusts. J. Exp. Biol. *41*, 257-71.